



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



**ESTUDIO ANATÓMICO, SISTEMÁTICO Y PALEOBIOLÓGICO DE  
*BONITASAURA SALGADOI* (DINOSAURIA, SAUROPODA): SU IMPORTANCIA  
EN EL CONTEXTO DE LA EVOLUCIÓN DE LOS TITANOSAURIOS DEL  
CRETÁCICO SUPERIOR DE LA ARGENTINA**



Lic. Pablo Ariel Gallina

**TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES**

Director: Dr. Leonardo Salgado (UNCOMA, INIBIOMA, CONICET)

Co-Director: Dra. Marta Susana Fernández (FCNyM, UNLP, CONICET)

Buenos Aires, marzo de 2011



## INDICE

---

<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	4
<b>I- INTRODUCCIÓN</b>	6
<b>II- OBJETIVOS</b>	14
<b>III- MATERIALES Y METODOLOGÍAS</b>	17
Materiales del espécimen tipo	17
Listado de géneros y especies mencionados en el texto	20
Listado de materiales innominados mencionados en el texto	21
Abreviaciones institucionales	21
Metodologías utilizadas	21
<b>IV- MARCO GEOLÓGICO Y TAFONOMÍA</b>	25
Geología	27
<i>Descripción estratigráfica</i>	28
<i>Reconocimiento de facies</i>	31
<i>Asociación de facies y ambiente depositacional</i>	34
Tafonomía	36
<i>Bioestratinomía</i>	36
<i>Grado de articulación y asociación</i>	37
<i>Transporte</i>	40
<i>Intemperismo</i>	41
<i>Fosildiagénesis</i>	42
<b>V- ANÁLISIS DE LA ANATOMÍA DURA</b>	47
Osteología craneana	48
<i>Frontal</i>	48
<i>Parietal</i>	52
<i>Lacrimar</i>	54
<i>Cuadrado</i>	56
<i>Dentario</i>	59



<i>Dientes</i>	62
Aspectos novedosos del cráneo de <i>Bonitasaura</i>	64
Osteología postcraneana - Esqueleto axial	73
Vértebras cervicales y costillas	
<i>Axis</i>	73
<i>Arco neural anterior 4?</i>	76
<i>Arco neural medio 6?</i>	79
<i>Cervical posterior 13?</i>	81
<i>Costilla del atlas</i>	84
<i>Costilla media-posterior</i>	85
Vértebras dorsales y costillas	
<i>Arco neural anterior 1</i>	87
<i>Arco neural anterior 2</i>	90
<i>Dorsal anterior 3</i>	92
<i>Dorsal posterior 6?</i>	95
<i>Dorsal posterior 10?</i>	99
<i>Costillas dorsales</i>	102
Vértebras caudales y arcos hemales	
<i>Caudal 1?</i>	103
<i>Caudal 3?</i>	106
<i>Caudales medias</i>	108
<i>Caudales posteriores</i>	113
<i>Arcos hemales</i>	118
Comentarios y discusión sobre el esqueleto axial de <i>Bonitasaura</i>	
<i>Cierre neurocentral</i>	120
<i>Forma, conformación y orientación</i> <i>de las espinas neurales</i>	125
<i>Homología y desarrollo de algunas</i> <i>láminas vertebrales</i>	129
Osteología postcraneana - Esqueleto apendicular	

Cintura escapular	
<i>Placa esternal</i>	133
Miembro anterior	
<i>Húmero</i>	134
<i>Ulna</i>	136
<i>Metacarpiano II</i>	137
<i>Metacarpiano III</i>	139
Cintura pélvica	
<i>Isquion</i>	141
<i>Pubis</i>	143
Miembro posterior	
<i>Fémur</i>	145
<i>Tibia</i>	148
<i>Fíbula</i>	150
<i>Astrágalo</i>	153
<i>Metatarsiano I</i>	155
<i>Metatarsiano II</i>	156
<i>Metatarsiano III</i>	158
<i>Metatarsiano IV</i>	160
<i>Metatarsiano V</i>	160
<i>Falanges</i>	161
Tablas generales de medidas	164
<b>VI- ANÁLISIS SISTEMÁTICO</b>	168
Paleontología Sistemática	170
Análisis cladístico	171
<i>Taxa terminales</i>	172
<i>Nuevos caracteres</i>	176
<i>Modificaciones en la recodificación de los caracteres</i>	180
<i>Resultados</i>	184
<i>Matriz de datos</i>	189

<i>Listado de caracteres</i>	191
<b>VII- ANÁLISIS DE LA ANATOMÍA BLANDA</b>	197
Regiones anatómicas analizadas y reconstrucción muscular	198
Región pélvica y miembro posterior	199
Comparación con reconstrucciones previas y confiabilidad en la reconstrucción de la musculatura de <i>Bonitasaura</i>	233
<b>VIII- ANÁLISIS PALEOHISTOLÓGICO</b>	238
El tejido óseo: Generalidades	239
Descripciones paleohistológicas	244
Histovariabilidad	275
Estadio ontogenético y tamaño corporal	278
<b>IX- EVOLUCIÓN DE LOS TITANOSAURIOS EN EL INTERVALO     TURONIANO-CAMPANIANO BAJO</b>	283
Los titanosaurios del Turoniano-Campaniano bajo de Cuenca Neuquina	284
Filogenia y estatus sistemático de los titanosaurios del Turoniano-Campaniano bajo	291
Consideraciones finales	297
<b>X- CONCLUSIONES</b>	301
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	307
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	309

## RESUMEN

---

En este trabajo de tesis se realiza un estudio de integración sobre el dinosaurio saurópodo *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía 2004, hallado en la localidad de Cerro Policía, en la provincia de Río Negro.

Para comenzar, se analiza el marco geológico mediante un análisis estratigráfico realizado en la localidad, y un estudio tafonómico de los restos óseos del holotipo de *Bonitasaura* para reconocer el contexto paleoambiental en el que el espécimen habría pasado sus últimos momentos de vida. Se reconoce un sistema fluvial donde los canales mostraban moderada a alta sinuosidad y buen desarrollo de planicies de inundación. La alternancia de los niveles finos y gruesos observados desde la base de la columna estratigráfica indican un claro control subáqueo de baja a media energía. Mediante el estudio tafonómico se deduce la muerte del espécimen a pocos metros del curso del río local, el cual incorporó los restos y los sepultó en al menos dos eventos sucesivos. Las principales signaturas tafonómicas reconocidas, junto con la composición mineralógica de los elementos óseos la cual muestra la presencia de fosfatos originales, determinan, en gran medida, la preservación excepcional de los restos del espécimen.

Luego, el estudio osteológico de detalle permite reconocer fundamentalmente aspectos novedosos en la estructura del cráneo de este titanosaurio, como así también en su esqueleto axial. Los elementos craneanos que muestran mayor información distintiva son el lacrimal y el dentario, posibilitando la reconstrucción del cráneo de *Bonitasaura*, ampliando la diversidad morfológica craneana del grupo. Por su parte, los elementos del esqueleto axial permiten reconocer y discutir distintos aspectos, muchos de ellos muy poco analizados en dinosaurios saurópodos, como el cierre neurocentral, la forma y orientación de las espinas neurales a lo largo de la serie vertebral, y la homología y desarrollo de ciertas láminas vertebrales, examinando las series vertebrales completas de otros titanosaurios que se encuentran disponibles.

Mediante el análisis sistemático, realizado sobre una matriz de datos que incluyó 77 caracteres y 23 taxa, se reconoce una estrecha afinidad entre *Bonitasaura salgadoi* y los titanosaurios *Mendozasaurus neguyelap* y *Futalognkosaurus dukei* del Turoniano-Coniaciano de Patagonia, y no con los Nemegtosauridae como previamente se había sugerido. Asimismo, la inclusión de *Bonitasaura* dentro de la filogenia de los titanosaurios modifica en cierta forma las hipótesis previas sobre las relaciones de parentesco de otros titanosaurios de Argentina, como por ejemplo, el clado Lognkosauria y el clado Rinconsauria, entre otros.

El estudio de la anatomía blanda de la cintura pélvica y el miembro posterior de *Bonitasaura* amplía el reconocimiento, en este grupo de saurópodos, de la musculatura involucrada por medio de un análisis con mayor número y mucho más abarcativo que los que previamente fueron analizados. Los 37 músculos que aquí se analizan, mediante comparación directa con la musculatura reconocida en disecciones de arcosaurios vivientes, permiten registrar una alta confiabilidad en la reconstrucción de la anatomía blanda involucrada al reconocer más de un 50% de correlato osteológico en el origen o inserción de los mismos.

Por su parte, producto del análisis paleohistológico realizado, se reconoce una amplia histovariabilidad entre los diferentes elementos del esqueleto analizados, e inclusive evidente dentro de un mismo elemento óseo. El abundante tejido primario fibrolamelar presente en la región cortical de los elementos del estilopodio permite afirmar que el espécimen se encontraba en pleno crecimiento al momento de su muerte, aunque la presencia de discontinuidades observadas sugiere ciertas variaciones en su tasa de crecimiento. Además, las características histológicas reconocidas permiten inferir el estadio ontogenético juvenil y el probable tamaño corporal alcanzado por la especie en estado adulto (tamaño del fémur cercano a 1,9 metros), mediante la comparación con curvas de crecimiento conocidas de otros dinosaurios saurópodos.

Finalmente, se realiza una revisión somera de las especies registradas en el lapso Turoniano-Campaniano bajo de la Patagonia, considerando su posible

posición filogenética y estatus sistemático, mediante el aporte brindado por el estudio de *Bonitasaura salgadoi*. En este sentido, gran parte de los materiales originalmente asignados a *Laplatasaurus araukanicus* son reasignados al género *Bonitasaura*. Asimismo, se reconoce que las especies del Turoniano-Coniaciano estarían mayormente relacionadas entre sí, contrariamente a lo observado en las formas del Santoniano-Campaniano bajo. En el mismo sentido, no se reconoce una vinculación directa entre las formas del Turoniano-Campaniano bajo de Patagonia y las formas más derivadas de titanosaurios, los saltasaurinos, que se habrían diversificado tempranamente, hacia finales del Cretácico Temprano. Asimismo, se reconoce la existencia de varios momentos importantes en la diversificación del grupo desde el Cretácico Inferior.

## ABSTRACT

---

This thesis comprises an integrative study on the sauropod dinosaur *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía 2004, from Cerro Policía, Río Negro Province.

In first place, the geological framework is analyzed through a stratigraphic analysis of the locality, and a taphonomic study on *Bonitasaura*'s remains in order to identify the paleoenvironmental context in which the specimen would have spent its last moments. The facies analysis suggests a fluvial regime of canals with a moderate to high sinuosity and well-developed flood plains. The alternation of fine and coarse grain levels along the stratigraphic column indicate a clear underwater control with changes from mid to low energy. The taphonomical analysis suggest that the animal died close to the river margins, being incorporated to the fluvial sediments that sepulchred the specimen in few successive events. The main recognized taphonomic signatures, together with the mineralogical composition of the bones which present original phosphate, largely justify the exceptional preservation of the osseous remains.

A detailed osteological study allows to recognize new aspects in the skull structure of this titanosaur, as well as in the axial skeleton. The lacrimal and dentary are the main skull elements which show novelties. On one hand, a skull reconstruction of *Bonitasaura* is provided, and the cranial morphological diversity of the group is expanded. On the other hand, the elements of the axial skeleton permit the recognition and discussion of evolutionary aspects, such as the neurocentral closure, the shape and orientation of neural spines along the vertebral series, and the homology and development of several vertebral laminae, aspects only briefly discussed in sauropod literature.

Through the systematic analysis the data matrix performed with 77 characters and 23 taxa, permitted to recognize a close affinity between *Bonitasaura salgadoi* and the titanosaurs *Mendozasaurus neguyelap* and *Futalognkosaurus dukei* from the Turonian-Coniacian of Patagonia, not with the Nemegtosauridae as previously suggested. Furthermore, the inclusion of *Bonitasaura* within

titanosaurian phylogeny modifies previous hypotheses about the relationships among other titanosaurs of Argentina, for example the clade Lognkosauria and the clade Rinconsauria.

The study of the pelvic and hindlimb soft anatomy of *Bonitasaura* extends the recognition of the muscles involved through a more comprehensive analysis. The 37 muscles analyzed here, by direct comparison with muscle dissections on living archosaurs, allows a high reliability in the reconstruction of soft anatomy, recognizing more than 50% of osteological correlates.

The results obtained from the paleohistological study recognize a wide histovariability between different skeletal elements analyzed, even within the same bone element. The abundant primary fibrolamellar tissue present in the cortical region of the long bones suggests that the specimen was growing at the time of his death. However, the presence of discontinuities suggests some variation in the growth rate. In addition, the histological features permits to confirm the juvenile ontogenetic stage of the specimen as well as to estimated the maximun body size reached at the adult stage (femur size around 1,9 meters).

Finally, a brief review of the species recorded in the Turonian-Campanian interval from Patagonia is provided, within the frame of the phylogenetic relationships and taxonomic status supported by this study. In this sense, a large number of materials originally assigned to *Laplatasaurus araukanicus* are reassigned to *Bonitasaura*. It is also recognized that the Turonian-Coniacian species are mostly related to each other, contrary to the observed in the titanosaurs from the Santonian-Campanian. In the same way, the absence of a direct link between the titanosaurs from the Turonian-Campanian of Patagonia and the Saltasaurinae suggests an early diversification of the latter by the Early Cretaceous. Several important moments of diversification of the group are also recognized.



# CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN

---

Los titanosaurios fueron un grupo exitoso de dinosaurios saurópodos que habitaron los territorios de Gondwana y Laurasia, probablemente desde el Jurásico Medio-Superior, cuando ambas masas continentales permanecían vinculadas (Day *et al.*, 2002; Curry Rogers, 2005). Su riqueza y diversidad taxonómica tuvo su máximo desarrollo durante el período Cretácico, siendo el único linaje de dinosaurios saurópodos que llegaría hasta el final del mismo. Luego de la extinción de los saurópodos diplodocoideos, a comienzos del Cretácico Tardío, las formas más derivadas de titanosaurios se convirtieron en el principal grupo de grandes tetrápodos herbívoros que habitaron los ecosistemas terrestres, hasta finales de ese período (Bonaparte, 1996; Leanza *et al.*, 2004; Salgado y Coria, 2005). A su vez, la gran diversidad experimentada por el grupo se reconoce fundamentalmente en los continentes gondwánicos, especialmente en América del Sur, donde el aislamiento geográfico tuvo un papel preponderante (Huene, 1929; Powell, 1986; Bonaparte, 1986). Recientes re-estudios de algunos saurópodos provenientes de Mongolia, considerados como pertenecientes al grupo de los Titanosauria (Calvo, 1994; Salgado y Calvo, 1997; Wilson, 1997; Curry Rogers y Forster, 2001; Wilson, 2002, 2005) y el estudio de nuevos titanosaurios de Madagascar y América del Sur (Curry Rogers y Forster, 2001; Apesteguía, 2004), llevaron a hipotetizar que, al menos un grupo de titanosaurios, los llamados Nemegtosauridae (*sensu* Wilson,

2005), tuvo una distribución más global. Sin embargo, esto no ha sido testeado en un contexto filogenético comprehensivo, y el único resultado obtenido hasta el momento no ha tenido buena resolución (ver Curry Rogers, 2005).

Aunque los saurópodos son dinosaurios relativamente conservadores en cuanto a su tamaño y morfología, titanosaurios muy derivados, como los saltasaurinos (*sensu* Powell, 1992), muestran un pequeño tamaño y algunas características destacados como los salientes lóbulos anteriores del ilion (Powell, 1986, 2003). Por otro lado, los titanosaurios del lapso Turoniano-Campaniano Bajo muestran una gran diversidad en tamaños y características morfológicas (Salgado, 1996; González Riga, 2003; Apesteguía, 2004; Calvo y González Riga, 2003; Calvo *et al.*, 2007a, b; Filippi y Garrido, 2008; González Riga *et al.*, 2009; Salgado y Coria, 2009).

Tal vez parte de la supuesta estabilidad en la morfología de los titanosaurios parta de que su abundante registro, curiosamente, está principalmente basado en evidencias procedentes del esqueleto postcraneano. En los últimos años, sin embargo, varios materiales craneanos de este grupo de dinosaurios se dieron a conocer o fueron re-estudiados, volviendo a introducir un viejo debate sobre el aspecto general del cráneo y su semejanza con alguno de los clásicos y paradigmáticos cráneos de saurópodos: ¿Se asemejaba el cráneo de los titanosaurios al cráneo de hocico corto y en forma de cúpula de *Camarasaurus*, o al cráneo de hocico largo y bajo de *Diplodocus*?

El primer titanosaurio descrito con información craneana fue *Antarctosaurus wichmannianus*, estudiado por Friedrich von Huene en 1929. Este titanosaurio, que incluye materiales craneanos y postcraneanos hallados en asociación, proviene del Cretácico Superior del norte patagónico, en cercanías de General Roca en la provincia de Río Negro (Wichmann, 1916). La morfología peculiar de la mandíbula de *Antarctosaurus wichmannianus*, con los dientes restringidos a la parte más anterior de una rama mandibular de contorno cuadrangular propició una errónea reconstrucción craneana muy similar a la del diplodócido *Diplodocus* (Huene, 1929: p. 68). Ligado a esto, algunos autores

sugirieron la inclusión de *A. wichmannianus* dentro de los Diplodocoidea basándose fundamentalmente en la morfología mandibular (Jacobs *et al.*, 1993; Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 1999a). Sin embargo, el esqueleto postcraneano de este taxón presenta indudables características de Titanosauria, como también se reconoce en la morfología del basicráneo (con afinidades a los nemegtosáuridos *sensu* Wilson, 2005) y en la mencionada mandíbula cuadrangular, característica hoy bien reconocida para otros titanosaurios publicados y actualmente en estudio (Apesteguía, 2004; MPM-125R).

En los años 1970 y 1980, fueron descritos *Nemegtosaurus mongoliensis* y *Quaesitosaurus orientalis* del Maastrichtiano de la Cuenca de Nemegt, en Mongolia. Ambos materiales, los más completos cráneos conocidos de saurópodos del Cretácico hasta ese momento, fueron considerados originalmente como dicraeosáuridos (Nowiński, 1971; Kurzanov y Bannikov, 1983), un reconocido grupo de Diplodocoidea. Posteriormente, fueron considerados, en primer lugar, como un grupo independiente afín a los diplodocoideos (Yu, 1993; Upchurch, 1998, 1999; Upchurch *et al.*, 2002, 2004) y, finalmente, como titanosaurios (Calvo, 1994; Salgado y Calvo, 1997; Wilson, 1997; Curry Rogers y Forster, 2001; Wilson, 2002, 2005).

Durante la última década, con el re-estudio del cráneo de *Nemegtosaurus* y los novedosos materiales craneanos de *Rapetosaurus krausei* y del titanosaurio objeto de esta tesis de doctorado, *Bonitasaura salgadoi*, el conocimiento sobre la anatomía craneana de los titanosaurios se ha incrementado sustancialmente. Por otra parte, un gran número de especímenes de titanosaurios con información craneana, provenientes de la Patagonia, han sido recientemente reportados y aguardan su descripción y publicación.

Asimismo, el hallazgo de *Bonitasaura salgadoi*, un titanosaurio que preservara gran parte de su esqueleto (compuesto por elementos craneanos y postcraneanos), recuperado de sedimentos de la Fm Bajo de Carpa (Santoniano) de la provincia de Río Negro durante los años 2003-2007, permitió, entre otros aspectos, el reconocimiento definitivo de mandíbulas cuadrangulares en este

grupo de saurópodos, compartiendo este rasgo convergentemente con los diplodocoideos. Un detallado estudio tafonómico (Pérez *et al.*, 2009) permitió reconocer que se trataba principalmente de un espécimen en asociación.

El estudio de la anatomía axial de los dinosaurios saurópodos, por otra parte, ha demostrado poseer fuertes implicaciones tanto para las caracterizaciones morfológicas como para los análisis filogenéticos (Bonaparte, 1999; Wilson 1999b). En este sentido, la disposición espacial de las regiones articulares intervertebrales o zigapófisis y de las estructuras de articulación de las costillas (*i.e.* diapófisis y parapófisis), así como el desarrollo de un complejo sistema de láminas vertebrales, proveen no solo información filogenética relevante sino que también contribuyen a reconocer la posición relativa de los elementos a lo largo de la serie vertebral. Si bien los restos vertebrales de *Bonitasaura* incluyen mayormente vértebras desarticuladas, se han podido reconocer elementos de posición anterior, media y posterior tanto para el sector cervical, como para el dorsal y caudal. Esta situación permite analizar distintos aspectos poco conocidos de la serie vertebral, como el patrón de cierre neurocentral, las modificaciones morfológicas y de orientación de la espina neural, y el desarrollo de las láminas vertebrales.

En la literatura son relativamente escasos los estudios minuciosos sobre anatomía y aspectos paleobiológicos de los titanosaurios, y no se cuenta con un estudio de detalle realizado en una única especie de dinosaurio saurópodo como el que aquí se pretende. Considerando que la gran mayoría de las descripciones de saurópodos titanosaurios conocidos se ha realizado sobre la base de hallazgos incompletos, y que los materiales craneanos están pobremente representados dentro del clado, *Bonitasaura salgadoi* proporciona una excepcional oportunidad para el desarrollo de un estudio de estas características, mas aún teniendo en cuenta que la única publicación referida al taxón se basa fundamentalmente en la descripción y particularidades del hueso dentario (Apesteguía, 2004).

### *Historia de los hallazgos*

Los primeros hallazgos de huesos de dinosaurios en la región de estudio se remontan a principios del siglo XX, cuando entre los años 1921 y 1922, una misión de exploración encomendada por la dirección del Museo de La Plata, y dirigida por el geólogo Walter Schiller y el paleontólogo Santiago Roth recorrían el área norte de la Patagonia (Huene, 1929). Una de las localidades que brindó gran cantidad de material fósil, hoy depositado en las colecciones del Museo de La Plata, fue la llamada “Rancho de Ávila (Alamitos)”, actualmente puesto “El Manzano”, cercana a la entonces estación de correos Cerro de Policía, en el noroeste de la provincia de Río Negro. Ese y otros materiales colectados formaron notables colecciones de huesos de dinosaurios cuyo estudio fue encargado a Friedrich von Huene (1929), investigador extranjero invitado por la misma dirección del Museo de La Plata, quien en ese contexto publicó la obra titulada *Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo Argentino*.



Walter Schiller



Santiago Roth

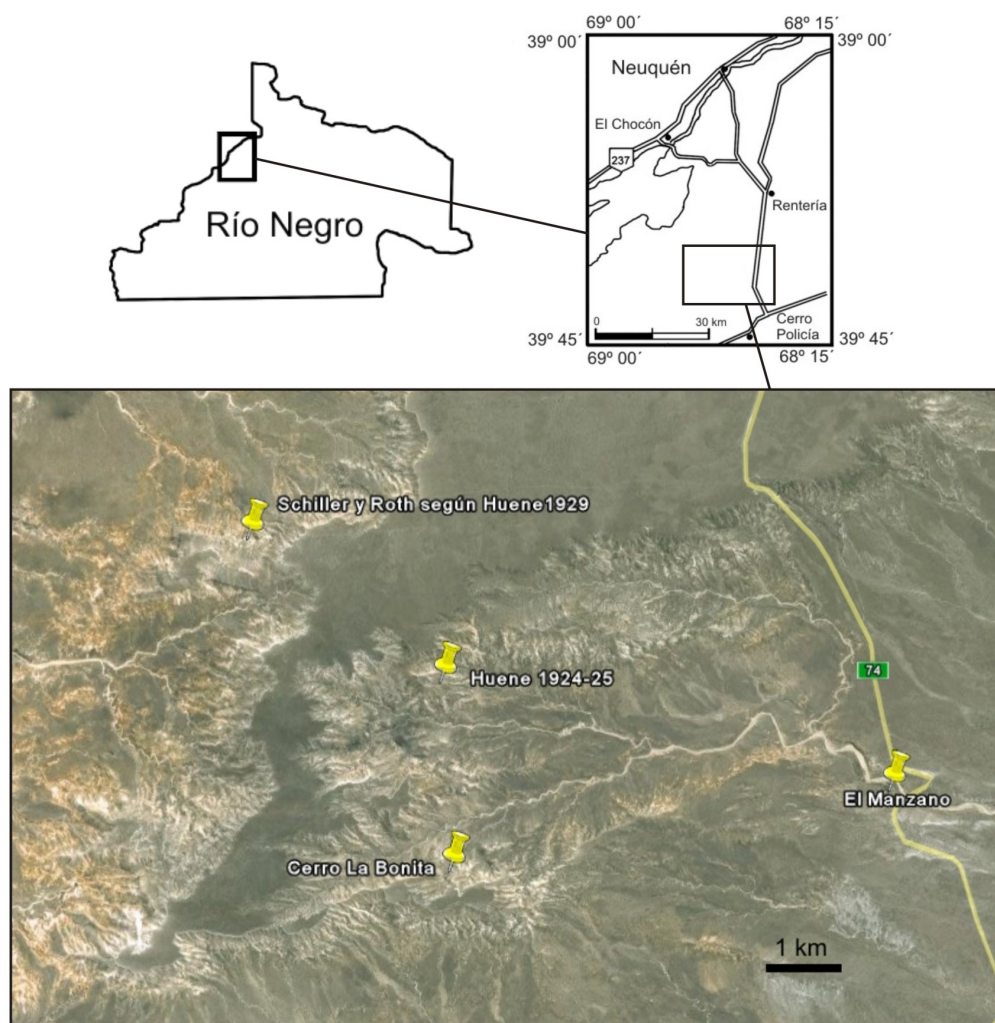


Friedrich von Huene

**Figura 1-** Investigadores pioneros en la búsqueda y estudio de faunas de dinosaurios de la Patagonia.

La procedencia geográfica exacta de los materiales colectados por aquel entonces se desconoce, aunque Huene (1929) brindó cierta información sobre la misma. Este autor señaló en dos oportunidades referencias geográficas sobre los materiales mencionados, pertenecientes a dinosaurios saurópodos, que en su monografía refirió a la especie, por él nominada, *Laplatasaurus araukanicus*. En la primera mención sostuvo: “*Rancho de Ávila (Alamitos). La casa está en la carretera de Neuquén a Bariloche, más o menos a 80 kilómetros al sudoeste del Neuquén, entre las estaciones postales Jagüelitos y Cerro de Policía. Desde allí se recorren a*

*caballo aún 2 ½ leguas o sea 13 kilómetros hacia el noroeste y cuesta arriba hasta la meseta más alta; en el borde septentrional de ésta, que cae abrupta al bajo del valle del río Limay, está el sitio de los hallazgos, a unos 30 metros del borde superior.”* (Huene, 1929, pág. 5). Por su parte, en la segunda mención agrega la presencia de una segunda localidad cercana y que sería correlacionable: *“El aspecto que observamos a dos y media leguas al oeste de Rancho de Ávila, en el acantilado más occidental de la meseta,... A un nivel de unos 40 metros debajo del borde más alto de la meseta, se encontró la mayoría de los huesos que de esos lugares conserva el Museo de La Plata. También en varias partes del acantilado oriental de la misma meseta, con más proximidad a Rancho de Ávila, encontré grandes huesos en la roca.”* (Huene, op. cit., pág. 13).



**Figura 2-** Mapa de la localidad de estudio “La Bonita” y la posible ubicación de los sitios visitados por Schiller y Roth, y posteriormente por Huene (Imagen satelital tomada de Google Earth).

Si bien los datos no fueron del todo precisos, al ubicar la información brindada por dicho autor en una imagen satelital, puede reconocerse gran parte del paisaje descripto y pueden ubicarse tentativamente las regiones visitadas por Schiller y Roth en 1922, y por el mismo Huene entre 1924 y 1925.

Durante los siguientes 75 años, no se volvieron a realizar expediciones paleontológicas en la zona, quedando como único registro los mencionados materiales depositados en las colecciones del Museo platense.

A partir del año 1999, el Dr. Apesteguía, por entonces estudiante de grado de Paleontología en la Universidad de La Plata y colaborador en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, lidera sucesivos viajes de campo en busca de las localidades de Schiller y Roth, en las cercanías de la localidad Cerro Policía. Sin dar con las localidades en un primer momento, debido en gran parte al hallazgo de una nueva localidad del Cretácico Superior de Río Negro de inmensa relevancia como lo es “La Buitrera” (e.g. Apesteguía y Novas, 2003; Makovicky *et al.*, 2005; Apesteguía y Zaher, 2006), se retomaron los esfuerzos en la búsqueda a partir del año 2003, con la codirección del autor de este trabajo de tesis. Ese año, se retornó al área conocida históricamente como “*Rancho de Ávila (Alamitos)*”, hoy conocida como puesto “El Manzano” y, con la guía del señor Epifanio Parodi, se dio con los restos de un saurópodo titanosaurio de tamaño mediano en las cercanías de un cerro llamado por los pobladores locales “La Bonita”, a unos 6 km al oeste del puesto. Algunos de los restos venían siendo hallados desde hacía más de 50 años en el sitio fosilífero por miembros de la familia propietaria (ahora en su mayoría de apellido Pincheira), quienes los depositaban en un pequeño cúmulo en cuanto afloraban del sedimento. De este montículo provienen también valiosos elementos del esqueleto holotipo de *Bonitasaura salgadoi*.

Los niveles portadores de la localidad fosilífera “La Bonita”, frente al cerro homónimo, son perfectamente correlacionables por su ajustado nivel estratigráfico (ver Capítulo IV) y relativa cercanía geográfica (de 2 a 4 km) con las localidades de Schiller y Roth, las cuales no han podido ser reconocidas aún. Los restos del

saurópodo *Bonitasaura salgadoi* fueron finalmente extraídos de la roca portadora tras varios años de trabajo de campo, y volvieron a darle relevancia paleontológica a la zona. Además, en la misma localidad fueron hallados dientes de dinosaurios terópodos y de cocodrilos, restos de tortugas y elementos del miembro anterior de un gran pterosaurio, los que se encuentran actualmente en estudio, reviviendo así los esfuerzos pioneros de las expediciones dirigidas por el Museo de La Plata enfocados en incrementar el conocimiento de las faunas de dinosaurios de la Patagonia.



## CAPÍTULO II

### OBJETIVOS

---

El presente trabajo de tesis doctoral comprende el estudio anatómico, sistemático, y paleobiológico del saurópodo *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía 2004, hallado, como ya se ha mencionado, en la localidad de Cerro Policía, en la provincia de Río Negro.

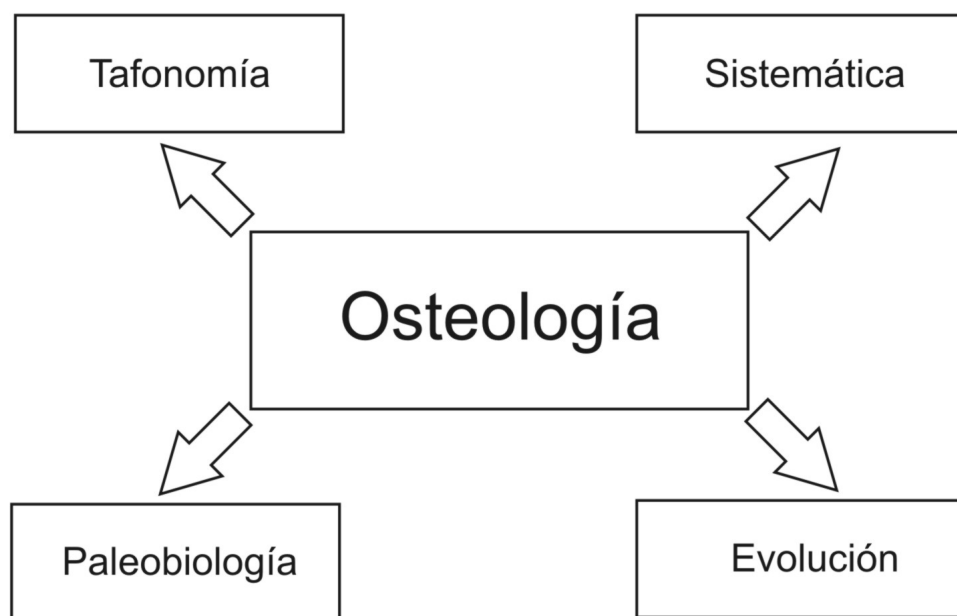
Este estudio tiene como objetivos principales realizar:

- Un análisis geológico de la localidad “La Bonita” por medio de un estudio estratigráfico de la localidad y un estudio de la tafonomía de los restos fósiles pertenecientes al holotipo del taxón (Capítulo IV).
- Un análisis detallado de la anatomía dura en el que se describa y figure la osteología completa de este dinosaurio, realizando comparaciones con otros saurópodos del Cretácico de Argentina y del resto del mundo (Capítulo V).
- Un análisis sistemático abordado desde la metodología cladística, tomando como marco trabajos actualizados de sistemática filogenética. En dicho análisis se incluirán a titanosaurios bien conocidos, no sólo de Argentina sino del resto del mundo (Capítulo VI).
- Un análisis de la anatomía blanda infiriendo la disposición y estado de desarrollo en vida de grupos musculares en relación a la cintura pélvica y el miembro posterior, como así también la comparación de estas estructuras en otros arcosaurios (*e.g.*, cocodrilos, dinosaurios no avianos y aves), por medio de análisis bibliográfico y de

disecciones musculares realizadas en arcosaurios vivos, para esta tesis (Capítulo VII).

- Un análisis paleohistológico en base a cortes delgados de diferentes sectores del esqueleto de *Bonitasaura*, con el fin de dilucidar aspectos de la fisiología del animal, como el estadio ontogenético del ejemplar, la histovariabilidad, y la tasa y ritmo de crecimiento (Capítulo VIII).
- Un análisis de la evolución de los titanosaurios del Cretácico Tardío, en especial durante el lapso Turoniano-Campaniano bajo, destacando el aporte de *Bonitasaura* en base a la información obtenida de los diferentes aspectos analizados en esta tesis (Capítulo IX).

Si bien se trata de un trabajo donde convergen diferentes e importantes disciplinas, cabe destacar que el estudio de la osteología en detalle es el que ha sido marco e hilo conductor para el abordaje de las demás temáticas.



**Figura 3-** Diagrama de relación entre las diferentes problemáticas abordadas en esta tesis, haciendo hincapié en la relevancia del conocimiento profundo de la Osteología como marco fundamental para las otras disciplinas.

Por ello, este trabajo tiene por objetivo fundamental desarrollar un estudio de alta capacidad de integración sobre un dinosaurio saurópodo de nuestro país, abordando diferentes tópicos relacionados con la paleontología, pero que rara vez se realizan en un mismo análisis. La información obtenida durante la ejecución de este trabajo servirá para enriquecer y consolidar las investigaciones paleontológicas sobre dinosaurios de la Argentina, cuya relevancia se ha puesto de manifiesto a escala mundial a lo largo de las últimas dos décadas. Del mismo modo, este estudio aporta al conocimiento de la evolución de los dinosaurios saurópodos titanosaurios del Cretácico Superior, así como a las diferentes problemáticas tangenciales como aspectos sistemáticos y paleobiológicos del grupo, que siguen siendo tópicos de discusión y permanente modificación.

## CAPÍTULO III

### MATERIALES Y METODOLOGÍAS

---

El ejemplar tipo de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA 460) incluye más de 70 elementos óseos que corresponden a un mismo individuo joven (ver Capítulo VIII). Entre los materiales hallados, dos huesos adicionales de tamaño mucho menor quizá correspondan a un segundo individuo juvenil. Por su mala preservación y carácter fragmentario, no han sido considerados en este trabajo de tesis.

#### **Materiales del espécimen tipo (MPCA 460)**

##### *Cráneo*

- 1 frontal izquierdo completo.
- 1 parietal izquierdo completo.
- 1 dentario derecho incompleto.
- 1 lacrimal derecho completo.
- 1 cuadrado izquierdo incompleto.
- 1 diente aislado completo.

##### *Postcráneo*

##### Vértebras cervicales:

- 1 axis.

- 1 arco neural anterior completo.
- 1 arco neural medio incompleto.
- 1 vértebra cervical posterior completa.

Costillas cervicales:

- 1 costilla izquierda del atlas completa.
- 1 costilla media-posterior derecha completa.

Vértebras dorsales:

- 1 arco neural anterior completo.
- 1 arco neural anterior incompleto.
- 1 vértebra dorsal media completa.
- 2 vértebras dorsales posteriores incompletas.

Costillas dorsales:

- 1 costilla derecha completa.
- 1 fragmento proximal de costilla izquierda.
- Numerosos fragmentos de costillas.

Vértebras caudales:

- 2 vértebras caudales anteriores completas.
- 12 vértebras caudales medias completas (un segmentos de 3 caudales articuladas, 1 caudal aislada, un segmento de 8 vértebras articuladas).
- 11 vértebras caudales posteriores (6 completas procélicas, 3 completas biconvexas, 2 centros incompletos).

Arcos hemales:

- 5 arcos hemales completos, anteriores y medios.
- 1 fragmento.

Cintura escapular y miembro anterior:

- 1 fragmento anterior de placa esternal derecha.
- 1 fragmento proximal de un húmero derecho.
- 1 mitad distal de un húmero derecho.
- 1 metacarpiano II izquierdo completo.
- 1 metacarpiano III izquierdo completo.
- 1 metacarpiano III derecho incompleto.

Cintura pélvica y miembro posterior:

- 1 pubis derecho completo.
- 1 isquion izquierdo completo.
- 1 fémur izquierdo completo.
- 1 tibia derecha completa.
- 1 mitad proximal de fíbula izquierda.
- 1 tercio distal de fíbula derecha.
- 1 astrágalo izquierdo completo.
- 1 astrágalo derecho completo.
- 1 metatarsiano I izquierdo completo.
- 1 metatarsiano I derecho completo.
- 1 metatarsiano II izquierdo completo.
- 1 metatarsiano II derecho completo.
- 1 metatarsiano III izquierdo completo.
- 1 metatarsiano IV derecho completo.
- 1 metatarsiano V izquierdo completo.
- 1 metatarsiano V derecho completo.
- 1 falange I del dedo III izquierdo completa.
- 1 falange I del dedo IV derecho completa.
- 1 falange ungueal del dedo I izquierdo completa.

## Listado de géneros y especies mencionados en el texto

*Aeolosaurus* Powell 1986; *Alamosaurus* Gilmore 1922; *Alligator mississippiensis* Daudin 1801; *Allosaurus* Marsh 1877; *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte 1991; *Ampelosaurus* Le Loeuff 1995; *Andesaurus* Calvo y Bonaparte 1991; *Antarctosaurus wicmannianus* Huene 1929; *Antetonitrus* Yates 2003; *Apatosaurus* Marsh 1877; *Argyrosaurus superbus* Lydekker 1893; *Athere curicularia* Molina 1782; *Baurutitan britoi* Kellner, Campos y Trotta 2005; *Bonatitan reigi* Martinelli y Forasiepi 2004; *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía 2004; *Brachiosaurus* Riggs 1903; *Caiman latirostris* Daudin 1802; *Camarasaurus* Cope 1877; *Chelonia mydas* Linnaeus 1758; *Chubutisaurus insignis* Del Corro 1975; *Clasmodosaurus* Huene 1929; *Dicraeosaurus* Janensch 1914; *Dilophosaurus* Welles 1970; *Diplodocus* Marsh 1878; *Epachthosaurus sciuttoi* Powell 1986; *Euhelopus* Romer 1956; *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga, y Kellner 2007; *Gondwanatitan* Kellner y Azevedo 1999; *Haplocanthosaurus* Hatcher 1903; *Isanosaurus* Buffetaut, Suteethorn, Cuny, Tong, Le Loeuff, Khansubha y Jongautchariyakul 2000; *Isisaurus colberti* (Jain y Bandyopadhyay 1997); *Laplatasaurus araukanicus* Huene 1929; *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte, González Riga y Apesteguía 2006; *Limaysaurus* (Calvo y Salgado 1995); *Lirainosaurus* Sanz, Powell, Le Loeuff, Martinez y Pereda-Suberbiola 1999; *Magyarosaurus* Von Huene 1932; *Malawisaurus* Jacobs, Winkler, Downs y Gomani 1993; *Maxakalisaurus* Kellner, Campos, Azevedo, Trotta, Henriques, Craik y Silva 2006; *Mendozasaurus neguyelap* González Riga 2003; *Muyelensaurus pecheni* Calvo, González Riga y Porfiri 2007; *Myiopsitta* Bonaparte 1854; *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowiński, 1971; *Neuquensaurus australis* (Lydekker 1893); *Nigersaurus* Sereno, Beck, Dutheil, Larsson, Lyon, Moussa, Sadleir, Sidor, Varricchio, Wilson y Wilson 1999; *Nothura darwinii* Gray 1867; *Ornithopsis* Seeley 1870; *Patagosaurus* Bonaparte 1979; *Phuwiangosaurus* Martin, Buffetaut y Suteethorn 1994; *Plateosaurus* Meyer 1837; *"Pleurocoelus"* Marsh 1888; *Puertasaurus reuili* Novas, Salgado, Calvo y Agnolin 2005; *Quaesitosaurus orientalis* Kurzanov y Bannikov 1983; *Ramphastos toco* Statius Müller 1776; *Rapetosaurus krausei* Curry Rogers y Forster 2001; *Rinconsaurus caudamirus* Calvo y González Riga 2003; *Rocasaurus* Salgado y Azpilicueta 2000; *Saltasaurus loricatus* Bonaparte y Powell 1980; *Thecodontosaurus* Riley y Stuchbury 1836; *"Tornieria"* Sternfeld 1911; *Trigonosaurus pricei* Campos, Kellner, Bertini y Santucci 2005; *Tyranosaurus rex* Osborn 1905; *Tyto alba* Scopoli 1769; *Uberabatitan riberoi* Salgado y Carvalho 2008; *Unaysaurus* Leal, Azevedo, Kellner y da Rosa 2004

### **Listado de materiales innominados mencionados en el texto**

MGPIFD-GR 118; MPM-125R; PVL 3670-12; MPCA-79; 196/CRP/GSI/05; Serie A DGM; MCS Pv- 061; MAU-Pv-CO-439; MAU-Pv-PH-449; PM TGU 16/0-87.

### **Abreviaciones institucionales**

MPM - Museo de Paleontología de Marília, São Paulo, Brasil.

MGPIFD-GR - Museo de Geología y Paleontología del Instituto de Formación Docente Continua de General Roca, Río Negro, Argentina.

FMNH - Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos.

GSI - Geological Survey of India, Kolkata, India.

MPCA - Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro, Argentina.

PVL - Instituto “Miguel Lillo”, Tucumán, Argentina.

MAU - Museo Municipal “Argentino Urquiza”, Rincón de los Sauces, Neuquén, Argentina.

MCS - Museo de Cinco Saltos, Río Negro, Argentina.

MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MUCPv - Colección de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina

PM TGU – Museo paleontológico de la Universidad de Tomsk, Tomsk, Rusia.

IANIGLA-PV – Colección de Paleontología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Mendoza, Argentina.

MLP – Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina.

### **Metodologías utilizadas**

#### *Geología y Tafonomía*

Para la confección de la columna estratigráfica, mapas de distribución de huesos y del área relevada, se utilizó en el campo una brújula Brunton y en el laboratorio programas de computación especializados para diseño de imagen (Corel Draw Essential Edition 3). La columna estratigráfica, de tipo Seeley, fue elaborada a



detalle de centímetros. Dicha columna fue publicada por Pérez *et al.* (2009) y modificada para esta tesis.

Para el análisis tafonómico se utilizaron los índices de intemperismo propuestos por Behrensmeyer (1978), y de transportabilidad de Voorhies (1969). Se realizó un análisis de difracción de RX en un equipo Philips PW3710 con tubo de Cu, bajo la técnica de Roca Total, para analizar la composición mineralógica del material fósil, y se observaron cortes delgados al microscopio petrográfico Zeiss Axio Scope.A1. Se tomaron imágenes de tejido óseo compacto al microscopio electrónico de barrido del Museo de la Plata (técnico, Lic. Rafael Urrejola).

### *Osteología*

La descripción osteológica se acompañó de figuras basadas en fotografías de cada elemento en diferentes vistas con sus principales accidentes anatómicos. Se ha decidido su inserción en el texto principal para una lectura más comprensible.

Todas las vistas fueron referidas al plano sagital del esqueleto, estando el animal en posición de vida. Se adoptan consecuentemente los términos *dorsal*, *ventral*, *lateral*, *medial*, *anterior* y *posterior* para todas las vistas utilizadas (salvo excepciones explicadas más adelante).

Los elementos craneanos se representaron en las seis vistas cuando la anatomía de los mismos así lo justificó. En tanto, para los elementos axiales se lo hizo en cinco vistas; para la vista lateral se escogió el lado que, *a priori*, aportó mejor información anatómica. Por su parte, los elementos apendiculares se representaron en las seis vistas, reemplazando la vista *dorsal* y *ventral* por *proximal* y *distal* respectivamente, con excepción de los elementos del metatarso donde, en virtud de su orientación cercana a la horizontal, las vistas utilizadas fueron la *posterior* y *anterior* respectivamente (en lugar de *dorsal* y *ventral*). También, cabe destacarse que, para el caso de los elementos del autopodio, se mantuvieron las mencionadas seis vistas en relación al plano sagital del cuerpo, evitando la utilización de la vista interna o palmar, o la externa, que toman al metacarpo o al

metatarso como una unidad independiente, orientando a sus elementos con respecto a un eje que pasa por el centro de dicha unidad.

Las fotografías se tomaron con una cámara digital Olympus FE-150 de 5 megapíxeles, y las figuras fueron confeccionadas con el programa CorelDRAW Essential Edition 3 y CorelPHOTOPAINT Essential Edition 3. Asimismo se tomaron imágenes al microscopio electrónico de barrido del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (técnico, Lic. Fabián Tricárico).

La nomenclatura utilizada en la descripción osteológica siguió los lineamientos generales utilizados por Romer (1956), con excepción de las características neumáticas, que responden a la propuesta de Wedel *et al.* (2000) y la de las láminas vertebrales, que lo hacen en gran medida a la propuesta por Wilson (1999b); se nombraron las láminas en español con las siglas abreviadas en inglés siguiendo a este último autor. Una lámina no reconocida previamente, fue nominada aquí como “lámina intrapostzigapofisial vertical” (tpol vert), presente en la región dorsal (ver Capítulo V).

#### *Análisis sistemático*

El análisis sistemático filogenético se desarrolló utilizando diferentes programas de computación en sus versiones actualizadas. En tal sentido, se utilizó el programa Mesquite versión 2.71 (Madison y Madison, 2009) para el procesamiento y edición de la matriz de datos; el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000) para el análisis cladístico y el programa FigTree v. 1.2.3 (Rambaut, 2009) y CorelDRAW Essential Edition 3 para el procesamiento gráfico de los árboles.

#### *Análisis de la anatomía blanda*

El estudio de la anatomía blanda se llevó a cabo, en gran parte, por medio de disecciones anatómicas de algunos representantes de arcosaurios actuales. En tal sentido fueron disectados dos especímenes subadultos de *Caiman latirostris*, un ejemplar de *Tyto alba*, un ejemplar de *Nothura darwinii*, un ejemplar de *Struthio camelus* y un ejemplar de *Gallus gallus*. Se utilizaron técnicas estándar de disección

(Villar Suárez y López Martín, 2004) y se tomaron notas, ilustraciones y fotografías. Se removió cada músculo, desde las capas más superficiales hasta las más profundas, reconociendo en todos los casos el origen e inserción y el grado de desarrollo de los mismos.

El estudio se enfocó principalmente en la musculatura pélvica y del miembro posterior debido al mayor número de elementos preservados en el holotipo y a la disponibilidad bibliográfica para realizar comparaciones. Se adoptó la terminología muscular que describe los sitios de origen e inserción (*e.g.*, el músculo *iliotibialis* se origina en una determinada región del hueso ilion y se inserta en la región proximal de la tibia) (Romer, 1923a; Wilhite, 2003). Para inferir la presencia y desarrollo de los grupos musculares, se adoptó el método comparativo EPB (*Extant Phylogenetic Bracket*) propuesto por Witmer (1995). Este método se explica en detalle en el Capítulo VII.

#### *Análisis paleohistológico*

Para el caso del análisis histológico se utilizó el procedimiento técnico propuesto por Chinsamy y Raath (1992), el cual incluye técnicas de fotografía, corte y montaje del material en porta y cubreobjetos para su final análisis al microscopio biológico y mineralógico, así como gráficos y mediciones. Los cortes delgados aquí analizados fueron realizados en el taller de cortes delgados dirigido por el geólogo Ricardo Ponti, en la localidad de Banfield, Buenos Aires. Mayores detalles de la procedencia de los cortes y criterio de elección se mencionan en el Capítulo VIII. Los cortes fueron analizados bajo luz normal en un microscopio biológico Hokenn WP 673471, con aumentos de 4X, 10X y 40X, y bajo lupa binocular Arcano ZTX-T. Las imágenes se tomaron con una cámara digital Olympus FE-150 de 5 megapíxeles con adaptador para microscopio.

## CAPITULO IV

### MARCO GEOLÓGICO Y TAFONOMÍA

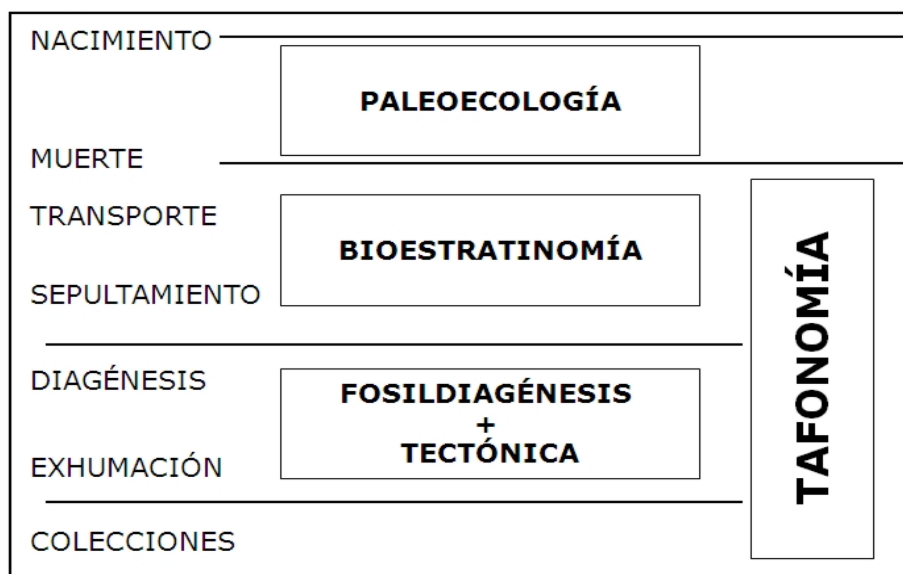
---

Todo resto fósil, sea cual fuere su origen es, de por sí, un elemento valioso para conocer y comprender la historia de la vida en el pasado geológico. Así, un resto óseo es capaz de aportar información novedosa sobre anatomía, taxonomía y paleobiología, entre muchos otros aspectos. Sin embargo, el contexto geológico (mediante su estudio estratigráfico) y tafonómico enmarcan, de un modo más ajustado, la valiosísima información paleoambiental que da al fósil en cuestión la dimensión de su relevancia, ubicándolo como elemento componente de un antiguo sistema ecológico, complejo y dinámico (Behrensmeyer y Hook, 1992).

La estratigrafía es la rama de la geología que trata del estudio e interpretación de las rocas sedimentarias estratificadas, así como de su identificación, descripción, secuenciación vertical y horizontal, y su correlación con otras unidades de rocas (Vera Torres, 1994).

La tafonomía, por otra parte, estudia los procesos acaecidos desde el momento de la muerte de un organismo, pasando por los procesos de fosilización, hasta su exhumación final. Estos procesos pueden agruparse en dos grandes conjuntos; aquéllos que incluyen a los procesos actuantes desde la muerte del organismo hasta su sepultamiento, conocidos como procesos bioestratinómicos, y aquéllos que actúan con posterioridad al enterramiento y hasta su descubrimiento o exhumación final, conocidos como los procesos fosildiagenéticos (Holz y Simões,

2002). Dentro de estos últimos participan, en muchos casos, aquellos procesos tectónicos que afectan al organismo en cuestión.



**Figura 4-** Disciplinas que estudian a los restos fósiles en sus diferentes etapas (modificado de Holz y Simões, 2002).

Aunque la paleontología de vertebrados en Argentina se acerca a los dos siglos, con los trabajos locales de Francisco J. Muñiz y el estudio de los dinosaurios se remonta ya a más de 130 años con la publicación en 1878 por Florentino Ameghino, de restos traídos de la Patagonia, no fue sino hasta el último siglo en que el estudio de los dinosaurios en Argentina adquirió relevancia.

Desde hace más de treinta años, el número de hallazgos de dinosaurios realizados en nuestro país, casi sin interrupción, ha sido sorprendente. En este contexto, no obstante es llamativo el poco desarrollo demostrado por análisis geológicos y tafonómicos como marco contextual para los mismos. Los mismos se han desarrollado con mayor frecuencia en otras partes del mundo (*e.g.*, Dodson *et al.*, 1980; Buffetaut y Suteethorn, 1989; Rogers, 1990; Morris *et al.*, 1996; Heckert *et al.*, 2000; Myers y Storrs, 2007). Sin embargo, en los últimos años se han comenzado a realizar estudios de este tipo, entre los que se pueden destacar los trabajos liderados por paleontólogos de formación geológica como el Dr. González Riga, realizados en yacimientos del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (*e.g.*,

González Riga, 1998, 2002; González Riga y Pirrone, 2005; González Riga y Astini, 2007).

En este capítulo se analizará la geología de la localidad “La Bonita” desde el punto de vista estratigráfico, a través de una columna estratigráfica elaborada en el campo y el posterior análisis de facies y asociaciones de las mismas realizados en laboratorio. Asimismo, mediante el mapeo sistemático durante la extracción de los elementos del material tipo de *Bonitasaura salgadoi*, y el posterior análisis de laboratorio, se presenta un análisis tafonómico del sitio fosilífero. Gran parte de los resultados de este estudio han sido publicados recientemente (Pérez *et al.*, 2006, 2009), aunque nuevos aportes, sobre todo en la interpretación de los resultados del análisis estratigráfico como en el análisis tafonómico, se brindan aquí por primera vez.

## **Geología**

El área de estudio representa un punto afectado por la meteorización y erosión hacia el valle del río Limay de una estructura positiva, considerada como una planicie de agradación (Hugo y Leanza, 2001a), donde afloran fundamentalmente sedimentos del Subgrupo Río Colorado (Cazau y Uliana, 1973), parte más superior del Grupo Neuquén (Cenomaniano-Campaniano, Leanza *et al.*, 2004). Este Subgrupo comprende dos unidades formacionales: la Formación Bajo de la Carpa, compuesta generalmente por niveles predominantes de arenas, y la Formación Anacleto, compuesta generalmente por niveles de arcillas (ambas definidas por Herrero Ducloux en Fossa Manzini *et al.*, 1938). Los sedimentos de estas formaciones se pueden reconocer mayormente entre la ciudad de Neuquén y la Sierra de Portezuelo, de la misma provincia, así como en los alrededores de la Planicie de Rentería y en la zona de Paso Córdova, en la provincia de Río Negro (Leanza *et al.*, 2004). De acuerdo con estudios regionales y el registro paleontológico, la edad comprendida por la depositación de las rocas de este subgrupo se considera como Santoniana-Campaniana temprana (Leanza, 1999; Hugo y Leanza, 2001 a, b). Por encima del Subgrupo Río Colorado, aflorante, y en

discordancia erosiva, se advierte la presencia de un segmento de la Fm. Rentería, de edad Plioceno Superior-Pleistoceno, la cual se compone de gruesos conglomerados con niveles finos de arena intercalados y cemento carbonático.

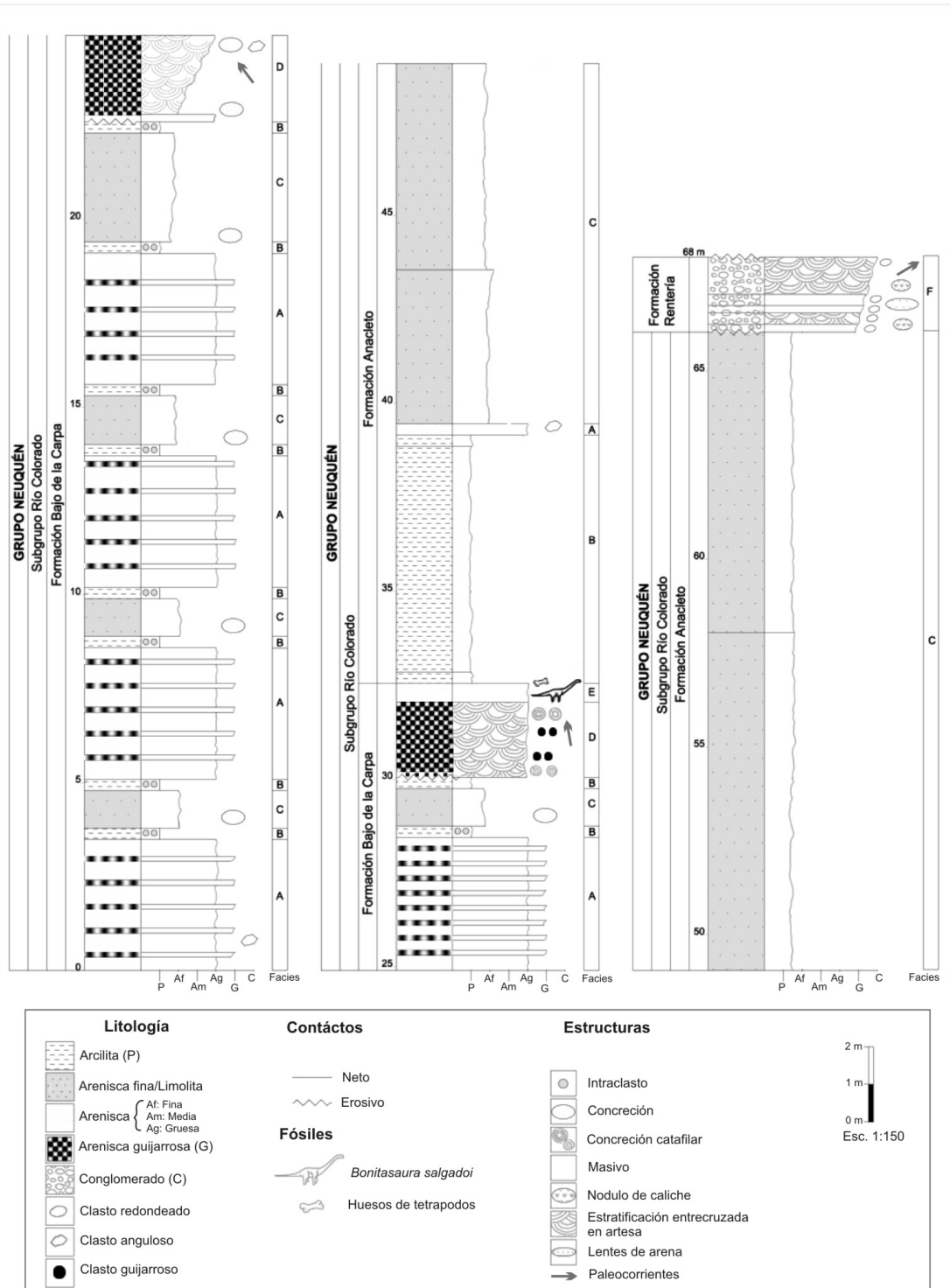
### **Descripción estratigráfica**

Para una descripción ajustada de la estratigrafía de la zona se ha confeccionado una columna estratigráfica, de tipo Seeley, la cual fue realizada a escala centimétrica.

Aunque en las regiones mas cercanas al valle del río Limay afloran sedimentos de edades más tempranas, como la Formación Candeleros, en la localidad “La Bonita”, la primera unidad que se reconoce es la Formación Bajo de la Carpa, tradicionalmente descripta como compuesta por areniscas fluviales de colores rosa a violeta, asociadas a nódulos químicos, paleosuelos y geodas silíceas, con intercalaciones de niveles de arcilla de coloración rojiza (Leanza *et al.*, 2004), y en la cual se ha registrado un gran número de restos de tetrápodos en diferentes localidades norpatagónicas (Woodward, 1896; Bonaparte, 1991; de la Fuente, 1993; Apesteguía y Gallina, 2003). Su edad se considera Santoniana (Bonaparte, 1991; Hugo y Leanza, 2001a).

En la localidad “La Bonita”, esta formación presenta pocas diferencias con las características generalmente mencionadas. La secuencia presenta un espesor de 33 metros aproximadamente y se compone principalmente de areniscas, con intercalaciones de niveles finos de conglomerados, los cuales alternan con niveles pelíticos y vaques. Existen pequeños intraclastos de arcillas en los estratos de pelitas y concreciones de arenas en la base de los niveles de vaques. En el sector superior de la unidad se reconocen pequeños lentes de arenas de origen fluvial con estructura entrecruzada en artesa, en los cuales se advierte la presencia de grandes nódulos de arenas con dehiscencia catafilar. Bien hacia el tope de esta unidad, a una altura aproximada de 32-33 metros desde la base, en un nivel arenoso, se encuentran los restos del espécimen tipo de *Bonitasaura salgadoi* y otros restos de

tetrápodos que, en distintos puntos de afloramiento, mantienen el mismo nivel fosilífero.



**Figura 5-** Columna estratigráfica de la localidad La Bonita (modificado de Pérez *et al.*, 2009)



La segunda unidad aflorante en el sitio corresponde a la Formación Anacleto, compuesta por arcillas de color rojo oscuro a violáceas, con presencia de pequeñas geodas silíceas de color azul claro (Leanza *et al.*, 2004). Su edad se considera como Campaniana temprana (Leanza, 1999; Dingus *et al.*, 2000; Hugo y Leanza, 2001 a, b). Su contenido paleontológico es notable, conteniendo una gran cantidad de fauna en diferentes localidades. La misma se compone principalmente de dinosaurios saurópodos (Lydekker, 1893; Huene, 1929; Salgado, 1996; Calvo *et al.*, 1997; González Riga, 1998; Chiappe y Coria, 2000), terópodos (Bonaparte y Novas, 1985; Coria *et al.*, 2002) y ornitópodos (Coria y Salgado, 1996). Asimismo, las nidadas referidas a dinosaurios saurópodos de la localidad de Auca Mahuevo, en las cercanías del volcán Auca Mauhida, se encuentran en sectores de esta unidad (Chiappe *et al.*, 1998; Chiappe *et al.*, 2000; Dingus *et al.*, 2000; Chiappe *et al.*, 2001; García, 2008). En el área de estudio, la Fm. Anacleto se compone de un conjunto de niveles limoarenosos de unos 35 metros de espesor. Los primeros 7 metros de esta unidad están compuestos por sedimentos pelíticos de coloración rojiza, por sobre los cuales se apoya un nivel fino de 30 centímetros de arenas que presenta clastos angulosos. Desde allí hasta el tope de la unidad se desarrollan sedimentos arenopelíticos con coloraciones variadas, entre verdosas y rojizas, con granulometrías entre medianas y finas.

La Formación Rentería, la última unidad representada en la secuencia, se apoya en discordancia erosiva sobre la Fm. Anacleto y constituye un depósito de agradación cubriendo gran parte de la planicie de Rentería en la provincia de Río Negro (Hugo y Leanza, 2001a). En la zona de estudio no supera los 2 metros de potencia, dominada por niveles conglomerádicos de grandes clastos con tamaños que superan los 15 centímetros de diámetro. Los mismos se encuentran incluidos en una matriz sabulítica, presentando estructuras entrecruzadas planares y en artesa. En estos niveles, también se reconocen nódulos de caliche y capas finas de arenas con concreciones psamíticas.

## **Reconocimiento de facies**

Tras la confección del perfil geológico, se realizó un análisis sedimentológico en busca del reconocimiento de facies sedimentarias y el estudio de su ciclicidad. Las mismas se describieron de acuerdo a aspectos propios de las rocas constitutivas, como su composición, geometría y contenido fosilífero. A continuación se detallan las facies sedimentarias representadas en la localidad de estudio y se realizan inferencias acerca de sus posibles ambientes de depositación. Estos resultados no muestran grandes diferencias con los publicados por Pérez *et al.* (2009), con excepción del reconocimiento de asociaciones de facies y el probable ambiente de depositación general. Asimismo, se advierte la necesidad de un mayor análisis sedimentológico del área, fundamentalmente en sentido lateral, esencial para una reconstrucción más precisa del diseño ambiental, el cual enriquecerá enormemente las interpretaciones tafonómicas y paleoambientales que aquí se realizan.

### ***Facies A***

#### ***Areniscas medianas a gruesas***

Esta facies se compone de areniscas medianas a gruesas, tabulares, masivas y friables, de color blanco-amarillentas, y mal seleccionadas. Presenta clastos angulosos de cuarzo y líticos, y escasos clastos de feldespatos. Se intercalan niveles finos sabulíticos que varían entre los 3 y 5 centímetros de espesor, los cuales se repiten cíclicamente en toda la facies.

*Interpretación:* Se infiere un ambiente de depositación fluvial, de media a baja energía, que se corresponde con zonas sujetas a inundación o propias de depósitos de desbordamiento, con pulsos de mayor energía que se repiten cíclicamente en toda la facies.

### ***Facies B***

#### ***Arcilitas moradas masivas***

Esta facies está compuesta por arcilitas verdes a moradas, masivas, con espesores variables de carácter centimétrico de hasta 5 metros de potencia, como

el que se reconoce en la secuencia que suprayace a la facies E. Se advierte la presencia de intraclastos pelíticos de 5 milímetros de diámetro, varicolor y algunos niveles de paleosuelos poco evidentes, aunque pueden reconocerse cutans bien marcados con fracturas prismáticas y rizolitos.

*Interpretación:* Se infiere un ambiente de depositación en el cual prevalece la decantación suspensiva, con presencia de intraclastos pelíticos de pequeño tamaño y paleosuelos. El mismo se correspondería a depósitos finos propios de los sectores distales de la llanura de inundación del sistema fluvial.

### ***Facies C***

#### ***Heterolíticas de areniscas-limolitas***

Esta facies está compuesta por areniscas de granulometría media a fina con interestratificación de limolitas verdosas muy litificadas y masivas. Las potencias que presenta son muy variables, desde 1 o 2 metros hasta los 25 metros en la parte más alta de la secuencia. En los niveles inferiores se presentan concreciones de areniscas finas de 3 a 4 centímetros diámetro. Estas estructuras no han sido reconocidas en los niveles superiores de la columna correspondientes a esta facies.

*Interpretación:* Se infiere un ambiente de depositación tractiva y de decantación alternante, de media a baja energía, sin estructura interna evidente, los cuales se corresponden probablemente con depósitos de desbordamiento o sectores proximales de la llanura de inundación del sistema fluvial.

### ***Facies D***

#### ***Areniscas guijarrosas con estratificación entrecruzada en artesa***

Esta facies se compone de bancos de areniscas claras lenticulares, de tamaño mediano a grueso, con gradación normal, que se afinan lateralmente. Estos bancos presentan una base erosiva. Los lentes se amalgaman y forman niveles bien litificados que pueden reconocerse regionalmente. Internamente, presentan estructuras entrecruzadas en artesa, que incluye algunos niveles finos de arena friable, con alto contenido de clastos feldespáticos. Se reconocen clastos angulosos

que evidencian una mala selección. En el sector superior de estos bancos se reconocen algunas concreciones arenosas, de alrededor de 15 centímetros de diámetro, que presentan una dehiscencia de tipo catafilar.

*Interpretación:* Se infiere un ambiente de depositación compuesto por canales fluviales de media a alta energía, con base erosiva, los cuales presentan una estructura entrecruzada en artesa originada por un flujo unidireccional del agente de transporte.

### ***Facies E***

#### *Areniscas cuarzosas con restos de tetrápodos*

Esta facies está compuesta por un nivel delgado, tabular, de areniscas gruesas cuarzosas, bien maduras, friables y de coloración blanquecina. Presentan clastos angulosos a subangulosos. Contiene restos de tetrápodos desarticulados a parcialmente articulados, con un escaso transporte desde el área fuente (ver Tafonomía, más adelante), entre los que se destaca el esqueleto de *Bonitasaura salgadoi*. Se encuentran en el mismo nivel dientes de cocodrilos y dinosaurios terópodos, así como restos de tortugas y de pterosaurios. Este nivel es fácilmente reconocible a escala regional por sobre el desarrollo de la segunda aparición de la facies D en la sección estratigráfica.

*Interpretación:* Se infiere un ambiente de depositación de canales fluviales con arenas gruesas, poco litificadas y sin marcas de bioerosión, de media a alta energía, y clastos poco seleccionados. El depósito, tabular, posiblemente corresponda al sector de la barra de acreción lateral (*point bar*) del canal del sistema fluvial.

### ***Facies F***

#### *Conglomerados con gradación inversa y estratificación entrecruzada en artesa*

Esta facies se compone de un estrato de carácter regional que presenta una base marcadamente erosiva. Los clastos líticos mayores varían entre los 15 y 20 centímetros, mientras que el promedio general ronda los 3 centímetros de

diámetro. Si bien en algunos niveles la textura es del tipo clasto sostén, la textura predominante en estos conglomerados es la matriz soportada. Puede advertirse que en estos estratos se intercalan niveles de pequeño tamaño compuestos por arenas gruesas con guijarros aislados y estructura entrecruzada en artesa. Los conglomerados se disponen alineados en estratos pequeños con gradación normal de forma repetitiva, intercalando con algunos niveles masivos arenosos. Se reconocen nódulos de caliche de origen diagenético en toda esta facies.

*Interpretación:* Se infiere un ambiente de depositación de origen fluvial de alta energía con base erosiva, en el cual predominan grandes clastos y secuencias grano crecientes repetitivamente. El agente de transporte que ha generado este depósito se corresponde con un río con carga de lecho tractivo y evidente pendiente.

#### **Asociación de facies y ambiente depositacional**

En la localidad de estudio se reconocen dos asociaciones de facies principales que se corresponderían a distintos subambientes de un mismo ambiente fluvial, la asociación (I) compuesta por las facies A, B y C, y la (II), correspondiente a las facies D y E. Dichas asociaciones se encuentran en la Formaciones Bajo de La Carpa y Anacleto. La facies (F), presente en la Formación Rentería, no se encuentra asociada con otra y representaría un ambiente muy distinto al que principalmente se habría desarrollado en esta localidad.

La asociación I, compuesta por arenas con intercalaciones de conglomerados finos de la facies A, se repite en seis oportunidades y se asocia a los estratos más finos, compuestos fundamentalmente de pelitas con intraclastos y niveles heterolíticos de las facies B y C. Esta asociación se corresponde con un subambiente de sedimentación fluvial de baja a media energía, con la presencia de depósitos de desbordamiento (*crevasse splay*) y planicies de inundación. Por su parte, la asociación (II) está compuesta por los bancos de arenas entrecruzadas de la facies D, asociados a un nivel sin estructura interna, con sedimentos mayormente friables y restos de vertebrados, pertenecientes a la facies E. Esta asociación se

corresponde con un subambiente fluvial encausado, como lo son los depósitos de canal, que excavó los niveles subyacentes y generó las superficies erosivas de sus bases, con un claro aumento en su energía en relación a la asociación (I).

En los niveles suprayacentes al nivel portador se repite la asociación (I), aunque se evidencia un amplio dominio de la sedimentación más fina. Esta potente depositación, la cual muestra una importante reducción en la energía del agente, posiblemente contribuyó a la preservación del nivel portador, favoreciendo asimismo la calidad de preservación de los elementos óseos.

En el tope de la secuencia, el nivel conglomerádico de alta energía (facies F) perteneciente a la Formación Rentería, el cual no supera los 2 metros de potencia, excavó el nivel subyacente generando una discordancia erosiva bien evidente. Este nivel se correspondería a depósitos de canal de un ambiente fluvial muy distinto al previamente mencionado, con mayor pendiente y energía del agente de transporte.

A modo de conclusión, puede decirse que el ambiente de sedimentación representado en la localidad “La Bonita”, al menos en lo que respecta a las Formaciones Bajo de La Carpa y Anacleto, se corresponde con un sistema fluvial donde los canales mostraban moderada a alta sinuosidad y buen desarrollo de planicies de inundación. La alternancia de los niveles finos y gruesos observados desde la base de la columna indican un claro control subáqueo de baja a media energía. La presencia de canales arenosos, lenticulares, con estratificación del tipo entrecruzada, marca un flujo unidireccional del agente de transporte y un aumento evidente de la energía hacia el final de la depositación de la Fm Bajo de la Carpa. Posteriormente, se evidencia un marcado descenso en la energía del agente de transporte, correspondiéndose con zonas quizá más distales del mismo ambiente fluvial.

En lo que concierne al número de canales que integraban el sistema fluvial descrito (unicanalizado o multicanalizado), es necesario un estudio que involucre una mayor extensión regional de afloramientos para poder reconocer un diseño ambiental más ajustado.



**Figura 6-** Reconstrucción paleoambiental de la localidad “La Bonita” realizada por el paleoartista Jorge A. González.

## Tafonomía

### *Bioestratinomía*

Aunque el nivel portador de restos fósiles puede ser fácilmente reconocido y mapeado ampliamente en toda la zona de estudio, sólo se advierte una acumulación importante de elementos óseos en una superficie bastante reducida de alrededor de 15 m<sup>2</sup>. En esta superficie se halló el espécimen de *Bonitasaura salgadoi*, sobre el borde de la barranca.





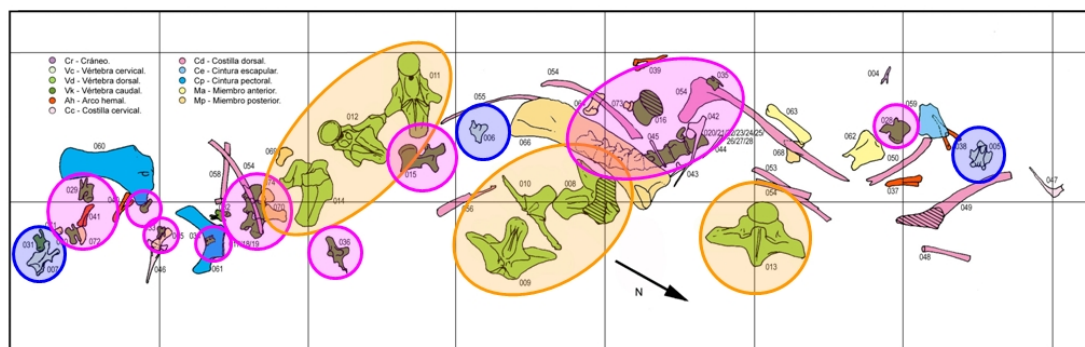
**Figura 7-** Mapeo de los elementos óseos de *Bonitasaura salgadoi* con la utilización de una cuadrícula de 1 m<sup>2</sup> de lado y subdivisiones cada 20cm, confeccionada por el Sr. Jorge A. González.

El estrato portador presenta una orientación RBZ: 10/4W (el estrato inclina 4° de la horizontal en dirección 10° al oeste). La totalidad de elementos óseos supera las 70 piezas, las cuales incluyen diferentes sectores del esqueleto, incluyendo el cráneo. Estos elementos fueron mapeados *in situ*, a medida que se avanzaba en su extracción, por medio de la utilización de una cuadrícula de 1 m<sup>2</sup> con divisiones cada 20 cm. Se han medido asimismo las orientaciones de los elementos óseos mediante brújula.

*Grado de articulación, asociación, y distribución espacial.* Aunque algunos sectores del holotipo se hallaron en articulación, la mayor parte de las piezas se encontraron desarticuladas. La presencia de ciertos sectores en asociación de elementos de una misma región anatómica, evidencian un patrón desarticulado pero asociado (Behrensmeyer, 1991). Los sectores articulados corresponden a 2 series de vertebrae caudales (de 3 y 8 elementos respectivamente). La gran mayoría de los elementos se hallaban distribuidos en una sola capa, aunque pudo advertirse en algunos casos la existencia de solapamientos entre elementos, como ocurre en el caso de la mayoría de las costillas. En el mismo sentido, el fémur también mostró



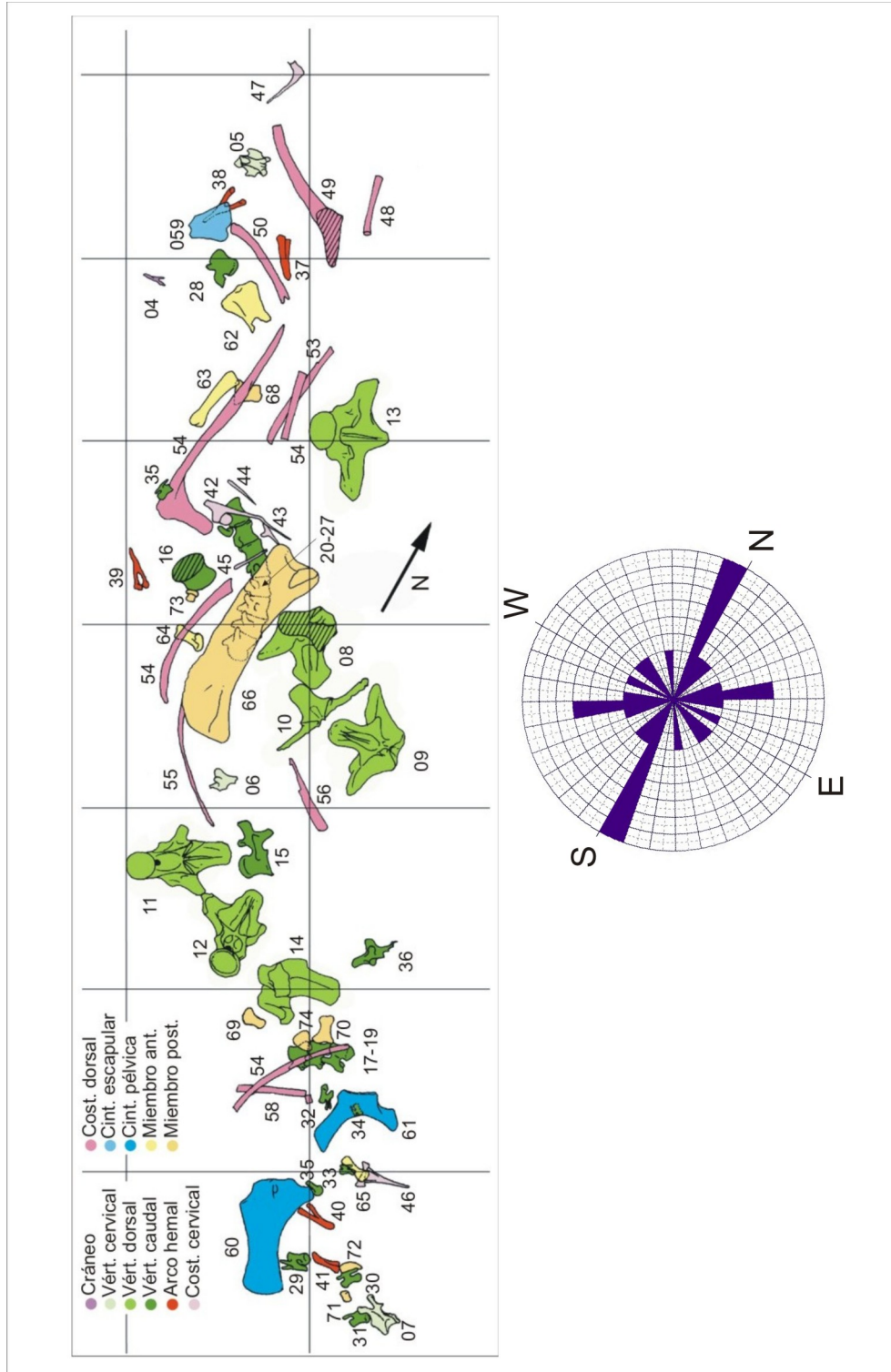
superposición al ser hallado sobre una de las series de vértebras caudales articuladas. Este patrón de solapamiento sugiere que la depositación podría haber ocurrido en eventos sucesivos, mostrando una cierta orientación preferencial. No se observan sectores de barreras oseas que hayan permitido un entrapamiento de elementos de pequeño tamaño.



**Figura 8-** Distribución espacial de los elementos axiales de *Bonitasaura*. Los círculos azules pertenecen a elementos cervicales, los círculos naranjas pertenecen a elementos dorsales, los círculos morados pertenecen a elementos caudales. La numeración de los elementos se corresponde con la numeración de campo listada en la Tabla 1.

Los elementos óseos provenientes del esqueleto axial muestran, de hecho, una asociación concreta; mientras que los elementos de la región cervical y caudal se distribuyen aleatoriamente, los elementos de la región dorsal se muestran espacialmente asociados. Asimismo, se reconoce una mayor acumulación de restos de mayor volumen hacia el centro de la acumulación.

La mayoría de los elementos elongados muestran una orientación preferencial N-S, mientras que un componente secundario lo hace en sentido NE-SW. Esta orientación preferencial con componentes secundarias estarían reflejando la dirección de la corriente actuante en la depositación de los elementos oseos (Voorhies, 1969). Estos resultados concuerdan, en cierta forma, con el sentido N-NW de las paleocorrientes medidas en la facies de canales inmediatamente por debajo del nivel portador.



**Figura 9-** Mapa de distribución de los huesos de *Bonitasaura salgadoi* en la excavación. El diagrama de rosas muestra la orientación preferencial de elementos elongados, correspondientes a huesos apendiculares, costillas y arcos hemales. Cuadrícula de 1m². La numeración de los elementos se corresponde con la numeración de campo listada en la Tabla 1. Modificado de Pérez *et al.* (2009).

Ubicación			Nº	% rel	% abs		
esqueleto axial	Cráneo		00(*)-04	6,7	13,1	33,8	35
	Vértebras	cervicales	05-07	4	23		
		dorsales	08-14	9,3	63,6		
		caudales	15-36	28	61,7		
	Costillas	arcos hemales	37-41	6,7	33		
		cervicales	42-47	8	27		
		dorsales	48-58	13,3	27		
esqueleto apendicular	Cinturas	escapular	59	1,3	50	39	
		pélvica	60-61	2,7	66,6		
	miembros	anterior	62-65	5,3	40		
		posterior	66(*)-74	12	34,6		

**Tabla 1-** Elementos esqueléticos del espécimen de *Bonitasaura salgadoi* y procedencia. Los porcentajes relativos están calculados en relación al número total de elementos hallados. Los porcentajes absolutos se calcularon mediante comparación con esqueletos de otros titanosaurios que hubieran preservado cráneos y/o postcráneos casi completos (*e.g.*, *Opisthocoelicaudia*, *Nemegtosaurus*). El (\*) hace referencia a elementos no hallados *in situ*.

**Transporte.** En cuanto al transporte de los elementos esqueléticos de los vertebrados, existe una clasificación que considera 3 agrupaciones establecidas de acuerdo al grado de selección del agente en sistemas continentales dominados por flujos unidireccionales, como son los depósitos de canales fluviales (Voorhies, 1969). El grupo 1 consiste en aquellos elementos del esqueleto que son removidos en primer lugar (*e.g.*, elementos del autopodio), los cuales suelen formar concentraciones altamente seleccionadas. En el grupo 2 se incluyen elementos que fueron removidos gradualmente por rodamiento y saltación. En tanto, el grupo 3 comprende elementos pesados con poco transporte (*e.g.*, cráneos, mandíbulas, huesos largos).

La presencia en el sitio estudiado de piezas de gran tamaño, como el pubis, el isquion, el fémur, y las vértebras dorsales, distribuidas en un área reducida, hacen presuponer una asociación que se correspondería al grupo 3. Este tipo de

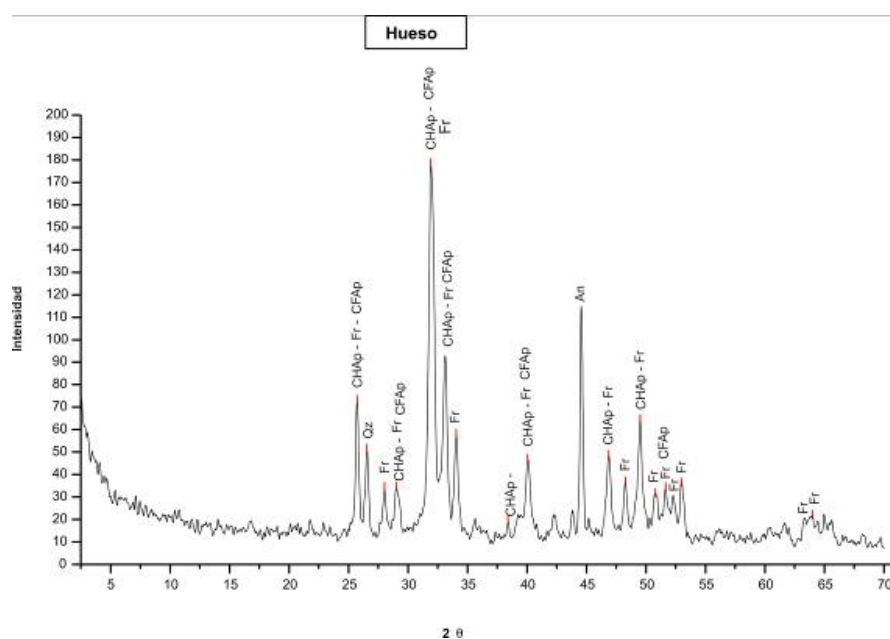
concentración involucra una exposición breve al agente selectivo, determinando un corto transporte, el cual caracteriza a un depósito del tipo residual.

*Intemperismo.* En general los elementos óseos recuperados no muestran signos de intemperismo importante. Behrensmeyer (1978) definió al intemperismo como el proceso mediante el cual los componentes microscópicos originales, orgánicos e inorgánicos, son separados unos de otros y destruidos por agentes físicos y químicos operando en el hueso *in situ*, sea en la superficie o dentro del sustrato. Esta autora propuso seis categorías (etapas 0 al 5) que describen el grado de meteorización que pueden presentar los huesos, aumentando el grado de meteorización en sentido creciente.

Para el caso particular de los elementos óseos pertenecientes a *Bonitasaura salgadoi*, se infiere la etapa 1 de intemperismo (Behrensmeyer, 1978). En esta etapa se advierten grietas tenues, longitudinales, paralelas a las fibras en los huesos largos, y fracturas en mosaico en la superficie de algunos huesos planos, producto de la carga sedimentaria. Aunque en esta categoría se contempla también la posibilidad de preservación de tejidos blandos, los mismos no han sido reconocidos en los materiales aquí estudiados. Fuera de esto, los materiales recuperados no han mostrado signos de erosión y/o rodamiento, lo cual se traduce en su buen estado de preservación. En este sentido, muchas epífisis de los elementos apendiculares hallados han preservado el tejido esponjoso sin relleno, y la superficie externa de muchos elementos óseos ha preservado marcas de origen e inserción de tejido blando, el cual será analizado en detalle en el Capítulo VII. Tampoco ha sido evidente la presencia de marcas de carroñeo sobre los elementos esqueléticos. Cabe destacar que las 2 series articuladas de vértebras caudales muestran un evidente patrón de arqueamiento dorsal (opistótono), presumiblemente producto del *rigor mortis* y la posterior desecación.

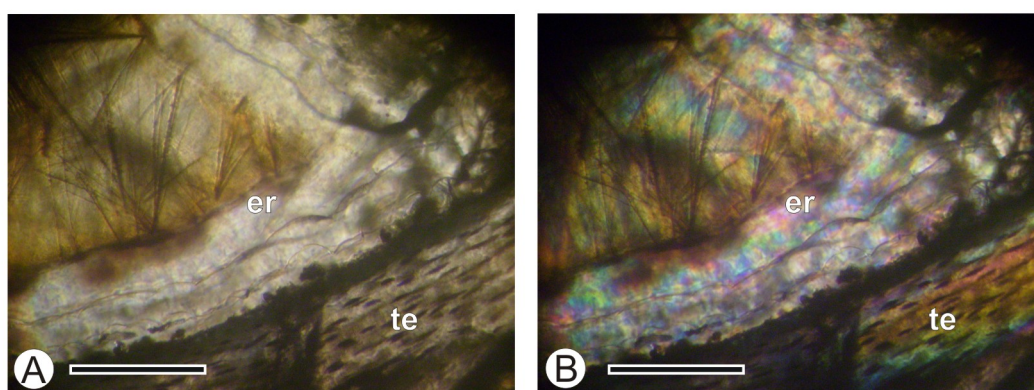
*Fosildiagénesis*

**Geoquímica de los elementos esqueléticos.** La osificación es un proceso de mineralización particular que ocurre en los organismos vertebrados, en el cual las matrices orgánicas de colágeno y otras proteínas se calcifican por la depositación de minerales, fundamentalmente fosfatos cristalinos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; ver también Capítulo VII). La Apatita biogénica es, usualmente, la Hidroxiapatita no estequiométrica [ $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$ ], con pequeñas cantidades de iones de Cl, F y  $\text{CO}_3$  (Montel *et al.*, 1981), o la Carbonato-Hidroxiapatita [ $\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{CO}_3)_3(\text{OH})$ ] (Selvig, 1970). La Carbonato-Fluorapatita [ $\text{Ca}_5(\text{PO}_4, \text{CO}_3)_3(\text{F})$ ] con alto porcentaje de Flúor y Dióxido de Carbono se conoce como Francolita (Hubert *et al.*, 1996). Durante la diagénesis puede ocurrir un cambio mineralógico de la Apatita biológica a la Francolita (Chipera y Bish, 1991; Hubert *et al.*, 1996; Elorza *et al.*, 1999). La preservación original de la microestructura ósea y el reconocimiento claro de estructuras como osteones primarios y secundarios, no necesariamente indica una condición excepcional del fósil ya que la mayoría de los fósiles compuestos por Apatita probablemente sean pseudomorfos que reemplazaron a los elementos esqueléticos originales (Kolodny *et al.*, 1996).



**Figura 10-** Difractograma de RX obtenido a partir de una muestra de un fragmento de costilla dorsal de *Bonitasaura salgadoi*.

En *Bonitasaura salgadoi* se ha reconocido, mediante un análisis de difracción de RX, la presencia fundamentalmente de Carbonato-Hidroxiapatita (CHAp), Carbonato-Fluorapatita (CFAp) y Francolita (FR). Además, se encuentra presente en menores proporciones el Cuarzo (Qz) y la Anortita (An). Esta composición sugiere la ausencia de reemplazos o rellenos con minerales amorfos, manteniéndose la presencia de los fosfatos originales. Esta condición ha sido también reconocida en restos fósiles de dinosaurios del Jurásico de América del Norte (Hubert *et al.*, 1996) y del Cretácico Superior de Europa (Elorza *et al.*, 1999).

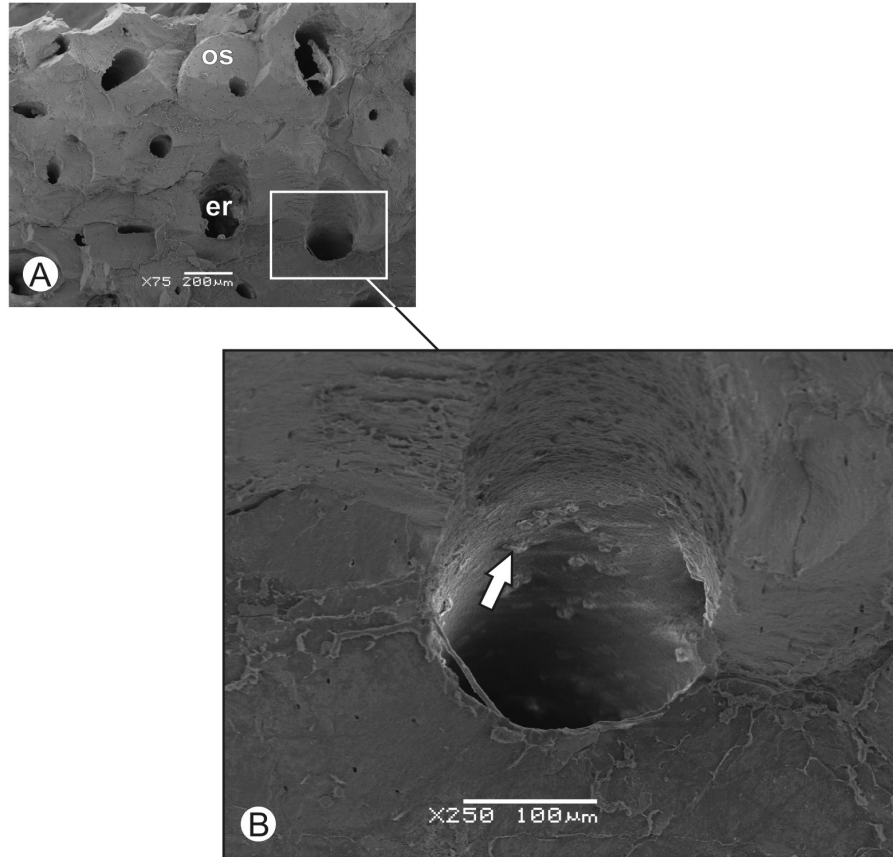


**Figura 11-** Corte delgado de arco hemal de *Bonitasaura salgadoi* donde se evidencia un sector de tejido endosteal secundario (te) que limita un espacio de reabsorción relleno con minerales (er). **A**, Luz normal; **B**, Luz polarizada. Escala 100 $\mu$ .

Durante el análisis de cortes delgados efectuado sobre varios elementos óseos de *Bonitasaura*, pudo advertirse la presencia de minerales con un hábito geopetal característico ubicados dentro de canales vasculares y espacios de reabsorción. En muchos casos se reconoció una capa tabular basal coronada por una estructura acicular radiada. Bajo luz polarizada, dichos minerales presentan un color de interferencia de segundo orden y se evidencia con claridad el grado de reemplazo en el tejido endosteal de los espacios de reabsorción.

Por otra parte, debe destacarse que no todo el material óseo presenta rellenos en sus espacios de reabsorción y canales vasculares, ya que se han reconocido elementos donde el hueso mantuvo su porosidad inalterada. En estos casos se ha podido reconocer la presencia de Francolita autigénica conformando

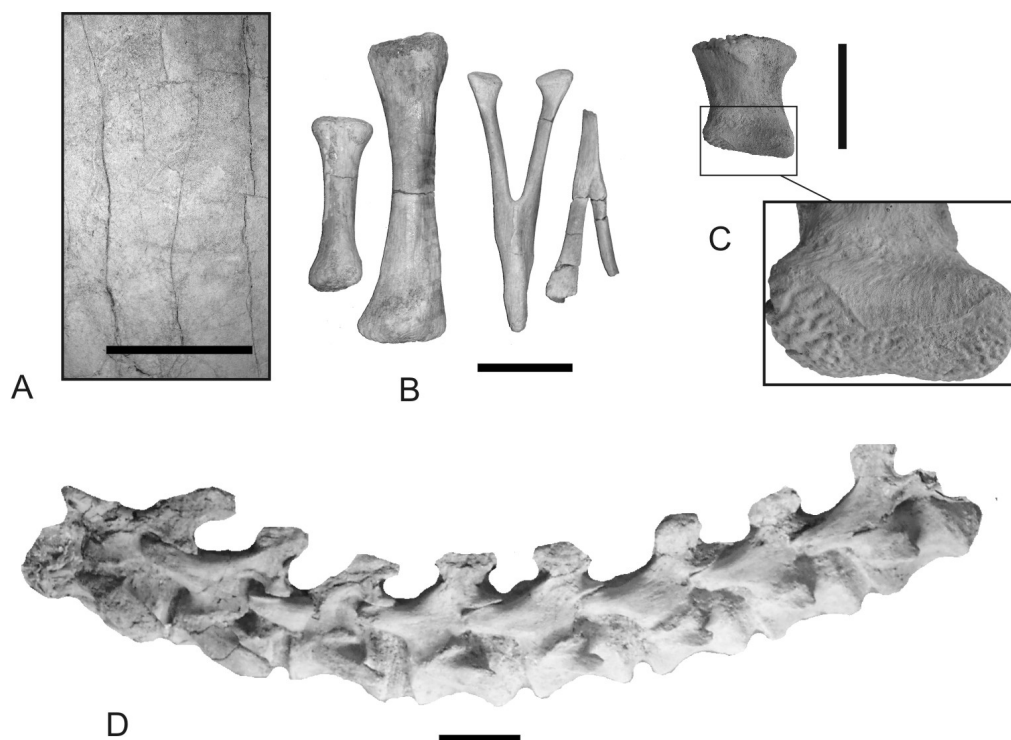
cúmulos esféricos en las paredes internas de los canales de los osteones secundarios, como fue asimismo reconocido en materiales de dinosaurios del Laño, España (Elorza *et al.*, 1999).



**Figura 12-** Fragmento óseo de costilla de *Bonitasaura salgadoi* bajo microscopia electrónica de barrido (MEB). **A**, Vista general del hueso compacto; **B**, Detalle del canal de un osteón secundario donde se advierte la presencia de francolita autigénica (flecha blanca). **Abreviaturas:** er, espacio de reabsorción; os, osteón secundario.

*Deformación y alteración física diagenética.* Una gran cantidad de elementos presentan fracturas de corte con superficies planas, las cuales se disponen en sentido transversal a los ejes mayores. Este tipo de fracturamiento responde a procesos diagenéticos que actuaron sobre los elementos óseos en estado *subfósil* a fósil, ocurridos con posterioridad a los eventos bioestratigráficos de soterramiento y permineralización (Holz y Simões, 2002), con los que usualmente se los confunde. De todos los elementos óseos, sólo el fémur y dos elementos vertebrales presentan

signos de aplastamiento y deformación, evidenciando una baja intervención de procesos compresivos diagenéticos producto de la carga litostática.



**Figura 13-** Caracteres tafonómicos de los elementos esqueléticos. **A**, fracturas en mosaico; **B**, fracturas transversales, con superficies planas, de origen diagenético; **C**, detalles de superficie ósea exquisitamente preservada; **D**, serie caudal con evidente arqueamiento opistótono. Escala 10 cm.

Finalmente, y a modo de conclusión, se deduce que el espécimen habría muerto a pocos metros del curso del río local, cercano a la margen interna de una curva sinuosa, perteneciente a un sistema donde los canales mostraban moderada a alta sinuosidad y buen desarrollo de planicies de inundación. La distribución espacial y solapamiento de los huesos, como así también el análisis de las signatures tafonómicas y transportabilidad mencionadas, sugieren un corto transporte desde el área fuente, orientando la mayor parte de los elementos largos con un rumbo N-S. Asimismo la ausencia de marcas de carroñeo sugeriría *a priori* que la distribución espacial responde a la competencia y dirección del agente de transporte actuante. Sin embargo, la presencia de numerosos dientes aislados de dinosaurios terópodos



en el área de excavación de *Bonitasaura* evidencia, en cierta medida, la interacción de estos dinosaurios con los restos de este titanosaurio, y no se descartaría, entonces, cierta intervención de predadores tanto en la distribución final de los elementos recuperados como en la ausencia de los elementos faltantes del esqueleto. El reconocimiento de series vertebrales caudales con un claro patrón opistótono, indicaría que el animal permaneció expuesto *post-mortem* el tiempo necesario para que actúen tanto el *rigor mortis* como la desecación. El grado de asociación de los elementos sustenta la existencia de un cierto tiempo de exposición al agente de transporte, previo a su sepultamiento final. Sin embargo, la preservación excepcional de muchos de los elementos sin presencia de agrietamientos ni exfoliación ósea, sugiere un corto tiempo de exposición subaérea. Los restos habrían sido incorporados rápidamente en la margen interna de la curva del río y sepultados en al menos dos eventos sucesivos.

Por último, la preservación de tejido esponjoso, en muchos casos con lúmenes vacíos, estaría íntimamente relacionada a una diagénesis temprana con una baja intervención de soluciones saturadas en minerales y posteriores procesos diagenéticos que no involucraron eventos mayores compresivos que deformaran la morfología original de los elementos óseos. La composición mineralógica fundamentalmente de Francolita del material fósil sugiere la ausencia de reemplazos o rellenos con minerales amorfos, manteniéndose la presencia de fosfatos originales, como ya ha sido registrado en otros restos de dinosaurios de otras partes del mundo. Estas condiciones han determinado, en gran medida, la preservación excepcional de los restos de *Bonitasaura salgadoi*, ubicándolos dentro de los elementos fósiles de dinosaurios mejores preservados de nuestro territorio.

## CAPÍTULO V

### ANÁLISIS DE LA ANATOMÍA DURA

---

Históricamente, la comunicación de una nueva especie de dinosaurio saurópodo era siempre acompañada de una exhaustiva descripción osteológica y profusamente ilustrada. Así, géneros como *Diplodocus* (Marsh, 1878; Osborn, 1898; Hatcher, 1901; Holland, 1906), *Apatosaurus* (Marsh, 1877; Riggs, 1903; Holland, 1924), *Camarasaurus* (Cope, 1877; Osborn y Mook, 1921) y *Brachiosaurus* (Riggs, 1904; Janensch, 1929), entre otros, cuentan con estudios osteológicos sólidos que, aunque muchos datan de principios del siglo pasado, siguen constituyendo una fuente de información imprescindible para estudios comparativos y sistemáticos.

Paradójicamente, a lo largo de los años, se ha perdido este tipo de metodología de trabajo. Los estudios anatómicos, hoy en día, están más reducidos en el grado de detalle descriptivo e ilustraciones, debido en gran parte a las exigencias cada vez más restrictivas de la amplia mayoría de las revistas científicas y el estado mismo de las ciencias, que persiguen la publicación de artículos de alto impacto en detrimento de los análisis osteológicos de base (ver Amin y Mabe, 2000; Lawrence, 2007, para una discusión sobre ciencia e índices de impacto).

En el caso de los saurópodos titanosaurios, sólo el trabajo pionero de Huene (1929) y trabajos de tesis como el de Powell (1986, 2003), siguieron en cierta medida la metodología de descripción e ilustración exhaustiva en el abordaje del conocimiento osteológico. Recientemente, Curry Rogers y Forster (2004) y Curry

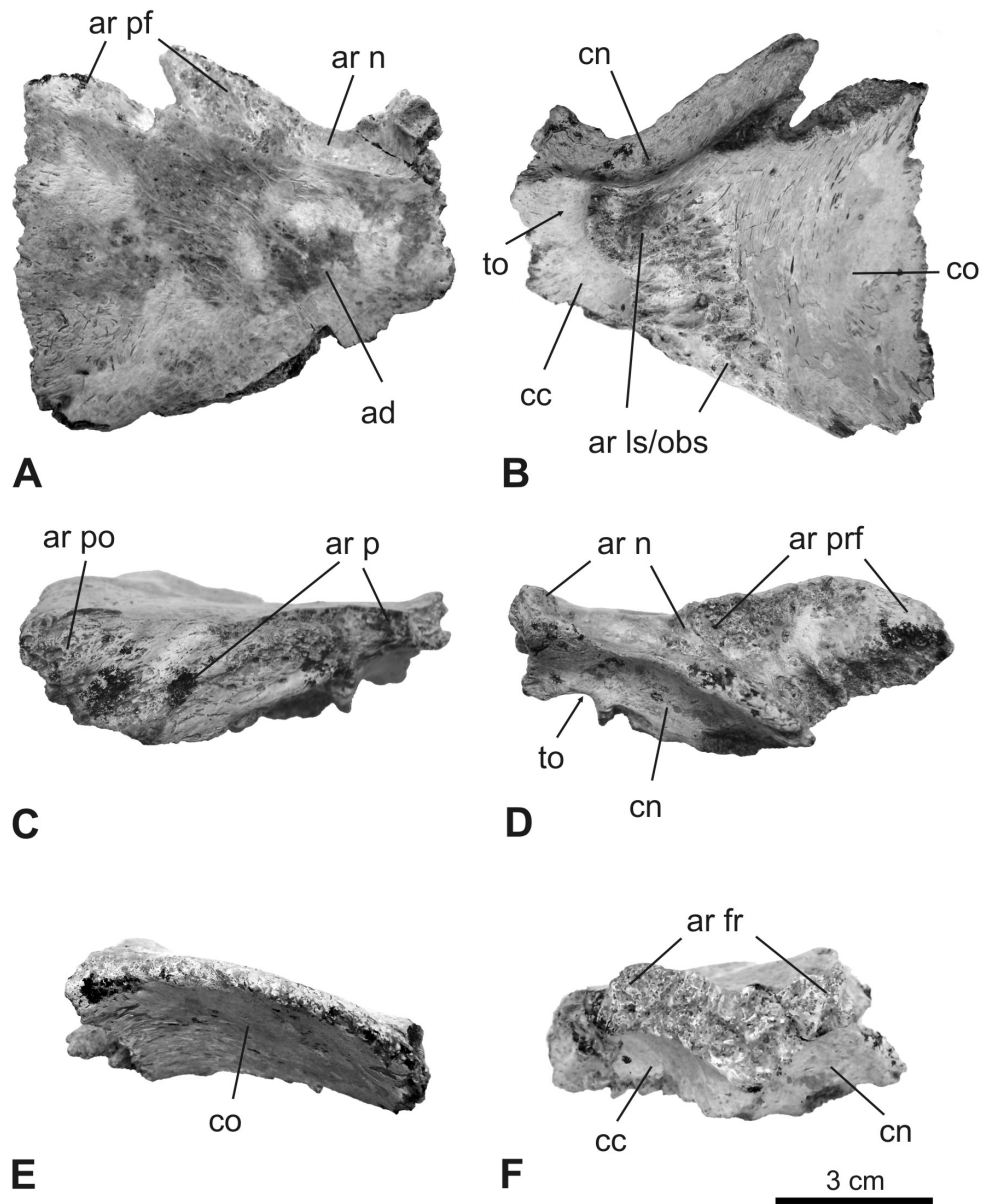
Rogers (2009) publicaron dos estudios anatómicos detallados del titanosaurio *Rapetosaurus*, el cual pone en evidencia la importancia de este tipo de análisis, reimpulsando la metodología de descripción osteológica tradicional. En este sentido, aquí se realiza un estudio anatómico de detalle que incluye una descripción minuciosa de cada elemento óseo, acompañada de figuras basadas en fotografías en todas sus vistas. El estudio incluye, en primer lugar, un análisis de la osteología craneana, seguido de la osteología postcraneana axial y finalmente la osteología postcraneana apendicular. Asimismo, se discuten diferentes problemáticas surgidas del propio análisis osteológico de base, y se incluyen tablas con las medidas principales de todos los elementos óseos al final del Capítulo.

## **Osteología craneana**

### *Frontal*

Se ha preservado el frontal izquierdo. Este elemento está completo, aunque la zona de articulación con el parietal se encuentra un poco dañada. Forma parte del techo craneano en su parte posterior, limitando anteriormente con el nasal y el prefrontal, posteriormente con el parietal y el postorbital, y ventralmente con el laterosfenoides-orbitosfenoides.

En vista dorsal posee una forma trapezoidal, con su base menor representada por el contacto interfrontal y su base mayor por el borde posterodorsal de la órbita. Esta forma trapezoidal es comparable con la observada en *Antarctosaurus*, contrastando con los frontales más cuadrangulares de *Nemegtosaurus*. El borde lateral del frontal se mantiene recto en toda su longitud, a diferencia de otros titanosaurios (*e.g. Nemegtosaurus, Antarctosaurus, Rapetosaurus*), e inclusive varios diplodocoideos (*e.g. Amargasaurus, Limaysaurus, Diplodocus*), donde el borde de la órbita es sigmoideo con algunas variaciones en cuanto al desarrollo del lóbulo convexo posterior. El tamaño del frontal es comparable con el observado para otros titanosaurios adultos (*e.g. Antarctosaurus, Nemegtosaurus, Saltasaurus*, MGPIFD-GR 118).



**Figura 14-** Frontal izquierdo de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista posterior; **D**, vista anterior; **E**, vista lateral y **F**, vista medial. **Abreviaturas:** **ad**, abultamiento dorsal; **ar fr**, articulación con el frontal (interfrontal); **ar ls/obs**, articulación con el lateroesfenoides/orbitosfenoides; **ar n**, articulación con el nasal; **ar p**, articulación con el parietal; **ar prf**, articulación con el prefrontal; **ar po**, articulación con el postorbital; **cc**, cavidad craneana; **cn**, cavidad nasal; **co**, cavidad orbitaria; **to**, tracto olfatorio.

Sobre la misma vista, hacia el lado medial y posterior, es notorio un abultamiento dorsal justo por encima de la cavidad craneana. Este suave promontorio comprende aproximadamente  $\frac{1}{3}$  del ancho del frontal como ocurre en *Rapetosaurus*, *Antarctosaurus*, *Saltasaurus*, *Bonatitan*, y MGPIFD-GR 118 (Curry Rogers y Forster, 2004; Huene, 1929; Powell, 1986; Martinelli y Forasiepi, 2004; Paulina-Carabajal y Salgado, 2007), constituyendo un notorio engrosamiento del área de sutura interfrontal.

En vista ventral se observan tres concavidades de diferente tamaño y orientación, las cuales corresponden respectivamente a áreas de la cavidad craneana, cavidad nasal y cavidad orbital. La mayor de las concavidades es la cavidad orbital, que ocupa cerca de  $\frac{1}{2}$  del ancho total del frontal y se ubica en posición lateral. Anteriormente se aloja la parte posterior de la cavidad nasal, abarcando la mitad medial del ancho del frontal. Ambas cavidades están separadas por un tabique óseo oblicuo que se desprende desde la articulación laterosfenoides-orbitosfenoides hacia el extremo antero-lateral del frontal. Posterior a la cavidad nasal, y restringida a la parte medial, se encuentra el techo anterior de la cavidad craneana a la altura del telencéfalo, que ocupa cerca de  $\frac{1}{4}$  del ancho del frontal. Esta última cavidad se comunica con la cavidad nasal mediante un surco de 1,1 cm de diámetro, por donde discurría el tracto olfatorio (la salida del nervio craneano I). Entre la cavidad orbital y la cavidad craneana se observa el área de articulación con el laterosfenoides-orbitosfenoides, de textura bien rugosa y de unos 2,3 cm de ancho, orientado oblicuamente (latero-medialmente) de atrás hacia adelante.

En vista posterior se observa, lateralmente, la faceta de articulación con el postorbital, que ocupa  $\frac{1}{4}$  del ancho del frontal. Como se mencionó, la zona de articulación con el parietal está dañada en su parte dorsal y medial, mientras que la parte ventral mantiene su faceta de articulación original. Esta zona se extiende medialmente hasta ocupar  $\frac{3}{4}$  del ancho del frontal. La contribución del frontal en la fenestra supratemporal es difícil de estimar ya que gran parte de ese sector se halla mal preservado. Sin embargo, al articular este hueso con el parietal, puede

observarse una pequeña contribución del mismo, entre la articulación del postorbital y el parietal, como se observa en *Antarctosaurus* y en *Saltasaurus*. En *Nemegtosaurus*, en cambio, el frontal está completamente excluido de la fenestra (*contra* Curry Rogers y Forster, 2001), mientras que en *Rapetosaurus* y *Bonatitan* el frontal forma parte de la fenestra supratemporal, no existiendo proyección anteromedial del parietal que lo excluya.

En vista anterior se aprecian las zonas de articulación con el nasal hacia el lado medial, y con el prefrontal en el margen lateral. La articulación con el nasal es una zona alargada y marcadamente cóncava, con su margen ventral proyectado hacia adelante. Está ubicada horizontalmente y abarca aproximadamente  $\frac{1}{2}$  del ancho del frontal. Por otra parte, la faceta de articulación con el prefrontal se orienta hacia afuera y abajo delimitando un área triangular. Esta faceta, profunda y digitada, presenta su borde ventral proyectado hacia adelante en su parte más medial.

En vista lateral, se observa el borde dorsal de la cavidad orbital en forma de arco y con una marcada ornamentación rugosa, como sucede en *Camarasaurus*, *Rapetosaurus*, *Nemegtosaurus* y *Saltasaurus*. Hacia la parte más posterior del borde se ubica una pequeña hendidura bien marcada, como en *Rapetosaurus*. Teniendo en cuenta la longitud del arco y de acuerdo con las recientes reconstrucciones craneanas de titanosaurios (*i.e.* *Rapetosaurus* [Curry Rogers y Forster, 2004], *Nemegtosaurus* [Wilson, 2005]), se estima que *Bonitasaura* poseía una órbita subcircular de unos 14 cm de diámetro. El arco se orienta oblicuamente con su parte anterior más elevada. Sobre este borde anterior existe un abultamiento justo en el límite con el contacto de los prefrontales, lo que incrementa aún más la elevación anterior.

Finalmente, en vista medial se observa la articulación interfrontal en forma de V e interdigitada. Si bien, como se comentara anteriormente, las proporciones del frontal son equiparables a las de otros saurópodos adultos, la presencia de una faceta de articulación interfrontal pone en evidencia el grado de inmadurez de este individuo; dicha faceta articular es similar a la que se observa en los frontales del

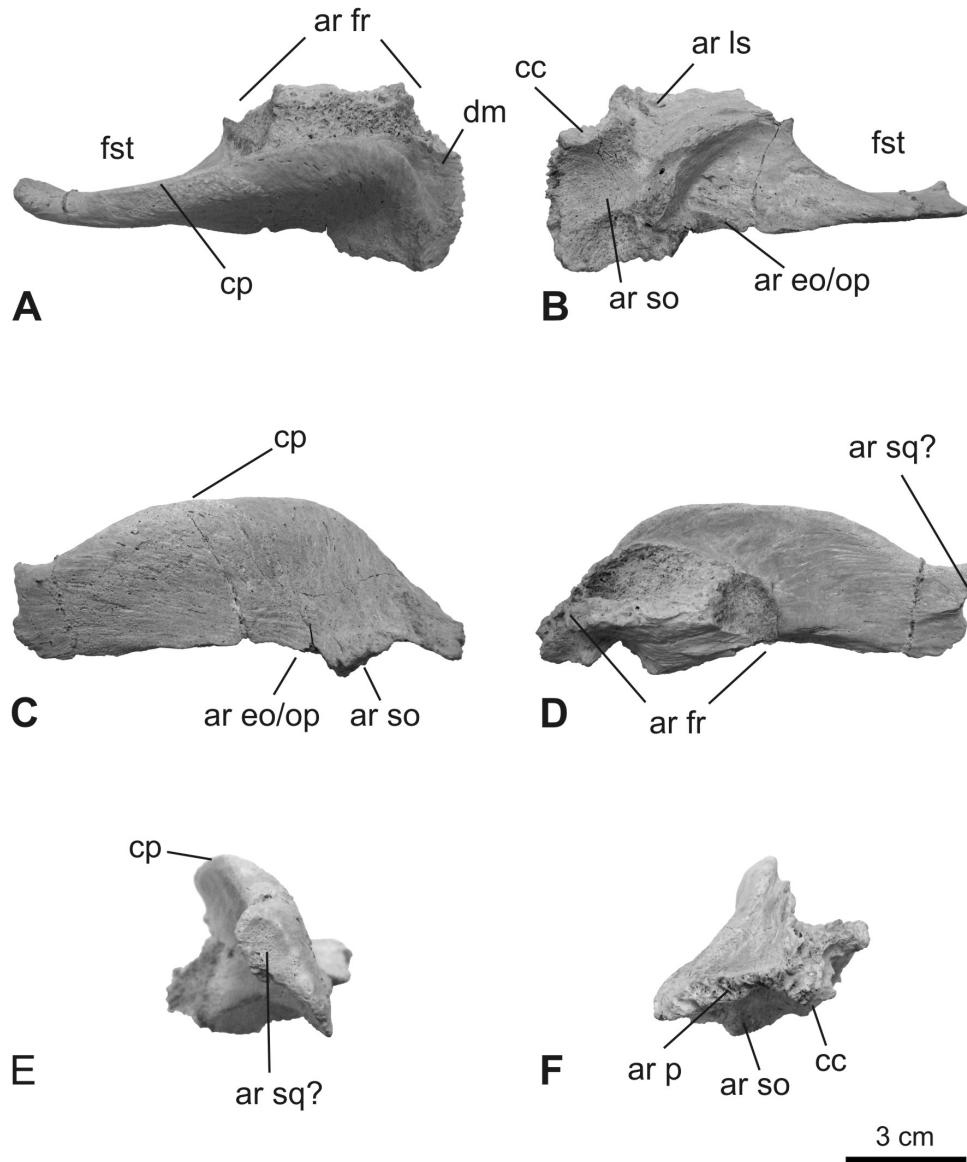
individuo juvenil de *Rapetosaurus* (FMNH PR 2185), aunque en este último caso es proporcionalmente menor.

### *Parietal*

El parietal izquierdo está preservado. Está prácticamente completo y, aunque gran parte de la articulación con el frontal se ha perdido, persiste aún una pequeña superficie anterior alargada que articula perfectamente con el frontal. El parietal se ubica espacialmente por detrás del frontal, contribuyendo a la parte posterior del techo craneano. Es un elemento alargado transversalmente que se orienta oblicuamente con respecto tanto al plano sagital como al plano frontal del cráneo. El parietal limita lateralmente con el escamoso y posteriormente con el supraoccipital y el exoccipital-opistótico. Para una mejor comprensión, el parietal será descrito orientando su eje mayor en forma transversal al plano sagital y con su cara ventral ubicada horizontalmente.

En vista dorsal se observa que el parietal es un elemento corto anteroposteriormente y alargado en sentido transversal. Medialmente, en el margen anterior, se ubica la articulación con el frontal que, aunque mal preservada, ocupa  $\frac{1}{2}$  del ancho del parietal. Al considerar ambos parietales en articulación, destaca una depresión medial entre ellos, como ocurre en *Rapetosaurus* y en algunos diplodocoideos, como *Limaysaurus*, *Amargasaurus* y *Dicraeosaurus*. En los dos últimos, sin embargo, la depresión es mucho más evidente y está más desarrollada (*fontanella* parietal). Por detrás de esta zona, la superficie dorsal se eleva verticalmente y configura una marcada cresta parietal transversal, afilada, que recorre todo el ancho del hueso como se observa en *Bonatitan*, *Rapetosaurus*, *Saltasaurus* y MGPIFD-GR 118. El tercio medial de esta cresta se curva posteriormente a medida que se acerca a la línea media y apunta hacia el supraoccipital como ocurre en *Saltasaurus*. La mitad lateral del parietal, por su parte, se proyecta como un proceso alargado, levemente curvo, que concluye en la articulación con el escamoso (proceso escamosal). La cara anterior de este proceso cae abruptamente delimitando posteriormente gran parte de la fenestra

supratemporal. Esta fenestra, de forma ovoidal y de unos 5 cm de longitud, se halla orientada oblicuamente al plano sagital.



**Figura 15-** Parietal izquierdo de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista posterior; **D**, vista anterior; **E**, vista lateral y **F**, vista medial. **Abreviaturas:** **ar eo/op**, articulación con el exoccipital/opistótico; **ar fr**, articulación con el frontal; **ar ls**, articulación con el lateroesfenoides; **ar p**, articulación con el parietal (interparietal); **ar so**, articulación con el supraoccipital; **ar sq**, articulación con el escamoso; **cc**, cavidad craneana; **cp**, cresta parietal; **dm**, depresión medial; **fst**, fenestra supratemporal.



En vista ventral se observa anteriormente el contacto con el laterosfenoides a la altura de la *crista antotica*. Medialmente, se observan tres superficies cóncavas que corresponderían a la zona más posterior de la cavidad craneana (la primera superficie) y a la zona de articulación con el supraoccipital (las restantes dos superficies). En el margen posterior y en la zona media puede delimitarse la faceta de articulación con el exoccipital-opistótico.

En vista posterior, la superficie del hueso es lisa y levemente cóncava hacia el borde ventro-medial, hacia la altura de la articulación con el supraoccipital y el exoccipital. La cresta parietal, que en esta vista se traduce como el borde dorsal, describe un arco simétrico. El borde ventral se mantiene recto, excepto en su borde más medial, que se proyecta ventralmente, a diferencia de *Saltasaurus* donde el borde medial es curvo.

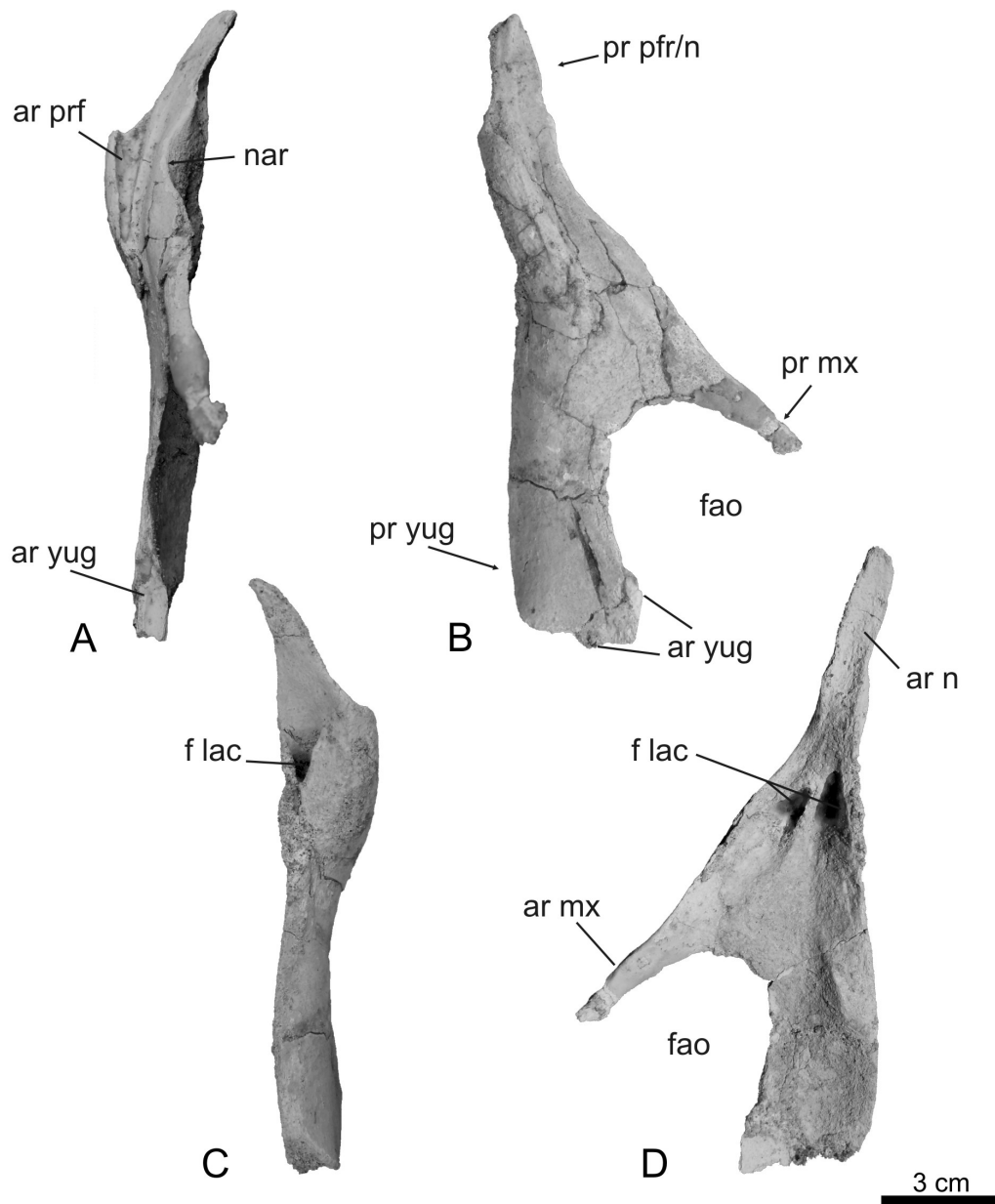
En vista anterior, aunque con la porción dorsal muy dañada, puede observarse medialmente la articulación con el frontal. Hacia el borde lateral, sobre la cara anterior del proceso escamosal, se observa una pequeña quilla horizontal de 1 cm de longitud a la altura media de dicho proceso.

En vista lateral puede destacarse la cara articular del proceso escamosal. Ésta se evidencia en su parte dorsal como una superficie ovoidal levemente cóncava, aguzándose marcadamente hacia el borde ventral.

En vista medial se observa la articulación interparietal interdigitada, alargada anteroposteriormente, y ventralizada hacia el borde más anterior. Por debajo de esta zona se delimitan bien las superficies dorsales de la cavidad craneana.

### *Lacrima*

Se ha preservado un lacrimal derecho completo. Este hueso forma parte del borde anterior de la cavidad orbitaria, limitando dorsalmente con el prefrontal y el nasal. También enmarca posteriormente a la fenestra antorbital en contacto con el maxilar y el yugal. Es un hueso casi completamente laminar, aunque su extremo dorsal es de sección triangular.



**Figura 16-** Lacrimal derecho de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista ventral; **D**, vista medial. **Abreviaturas:** **ar n**, articulación con el nasal; **ar mx**, articulación con el maxilar; **ar yug**, articulación con el yugal; **f lac**, foramen lacrimal; **fao**, fenestra antorbitaria; **nar**, narinas externas; **pr mx**, proceso maxilar; **pr pfr/n**, proceso prefrontal/nasal; **pr yug**, proceso yugal.

En vista lateral se observa que el lacrimal está compuesto por tres procesos principales; un proceso prefrontal/nasal de posición posterodorsal y dos procesos de posición anteroventral que articulan con el yugal y el maxilar como ocurre en

*Nemegtosaurus*. El proceso prefrontal/nasal es largo y algo cóncavo en sentido medial. El proceso maxilar se proyecta hacia delante y abajo, y se aguza distalmente. Esto contrasta con el ancho proceso maxilar presente en *Rapetosaurus*. Contrariamente, el proceso yugal es plano y bastante ancho en toda su longitud. Sobre éste, el contacto de articulación con el lacrimal presenta dos superficies bien definidas orientadas a aproximadamente  $75^\circ$  una de otra, que encajan dorsalmente en el yugal. La porción posterior de la fenestra antorbital, rodeada por los procesos maxilar y yugal, es de forma oval. Este margen posterior es recto en *Rapetosaurus* y acuminado en otros neosaurópodos como *Camarasaurus*, *Brachiosaurus* y en los diplodocoideos.

En vista anterior puede advertirse la superficie de articulación con el prefrontal, de forma triangular y fuertemente cóncava. Sobre el borde medial del proceso prefrontal/nasal se observa una profunda entrada cóncava y de superficie suave que representa la extensión más lateral de las narinas externas, situación compartida sólo con *Rapetosaurus*. En diplodocoideos y en macronarios basales el lacrimal se encuentra excluido de la abertura de las narinas externas (ver discusión más abajo).

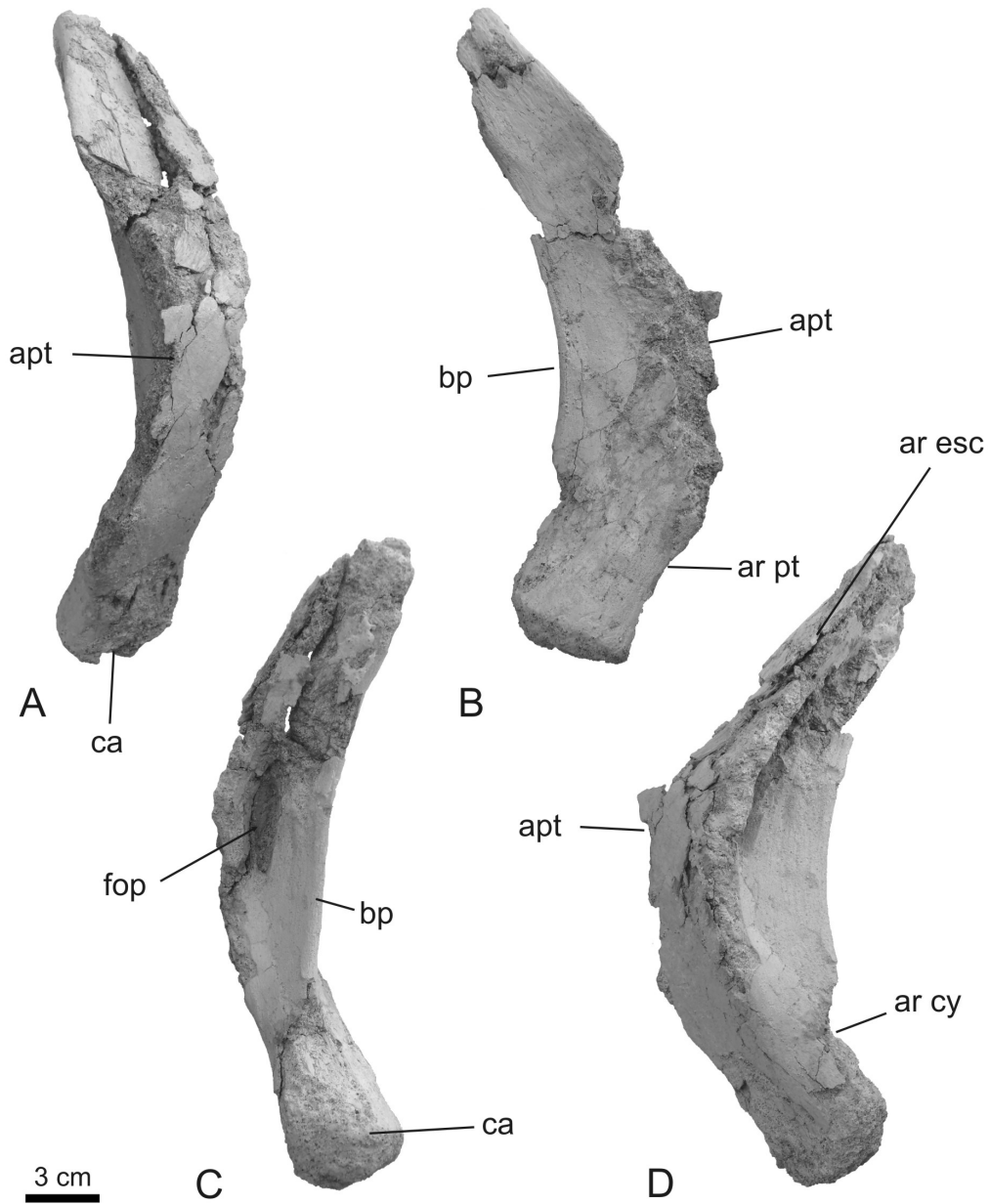
Medialmente se observa el foramen lacrimal como sucede en *Nemegtosaurus*. Sin embargo, en *Bonitasaura* se encuentra dividido por un septo óseo muy fino.

En vista posterior se advierte la abertura posterior del foramen lacrimal, el cual apunta hacia la cavidad orbitaria, en contraposición a lo observado en *Rapetosaurus*, donde abre lateralmente.

### *Cuadrado*

El cuadrado izquierdo, aunque incompleto, se ha preservado en gran parte. Tanto el ala pterigoidea como el borde posterior lateral están rotos. La cabeza del cuadrado se encuentra bastante deteriorada. El cuadrado, con su cóndilo articular ventral, forma parte de la articulación mandibular y contacta con elementos de la

región temporal y occipital. Es un elemento alargado dorsoventralmente y comprimido lateralmente.



**Figura 17-** Cuadrado izquierdo de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista medial; **C**, vista posterior; **D**, vista lateral. **Abreviaturas:** **apt**, ala pterigoidea; **ar cy**, articulación con el cuadradoyugal; **ar esc**, articulación con el escamoso; **ar pt**, articulación con el pterigoides; **bp**, borde posterior; **ca**, cóndilo articular; **fop**, fosa posterior.

En vista anterior se observa que el cuadrado está curvado, con su lado cóncavo hacia en dirección medial. El ala pterigoidea no se ha preservado a excepción de su base, la cual evidencia una orientación preferencial anterior y medial contrariamente a lo observado en *Rapetosaurus*, *Malawisaurus* y en el diplodócido *Apatosaurus*, donde apuntan anterior y lateralmente.

El borde posterior, observable en vista medial, recorre la longitud del hueso uniendo la cabeza del cuadrado dorsalmente con el cóndilo articular ventralmente. Tanto la cabeza como el cóndilo articular apuntan hacia atrás y adentro. El borde posterior está arqueado hacia adelante como en *Malawisaurus* y *Apatosaurus*. Hacia el margen anterior y por debajo del ala pterigoidea se ubica la articulación con el pterigoides, aunque no es evidente la superficie de contacto.

En vista posterior, a la altura media, destaca una fosa dorsoventralmente alargada como la que se observa en *Antarctosaurus*, *Malawisaurus*, *Rapetosaurus* y en un nuevo taxón de Rincón de los Sauces, Neuquén (Filippi *et al.*, 2009). Al encontrarse el borde lateral roto, no es posible estimar la profundidad real de la fosa y si ésta otorga o no un aspecto globoso al cuerpo del cuadrado, como sucede en los titanosaurios previamente mencionados. El borde posterior es el eje estructural del cuadrado, y está constituido como una lámina de unos 4 mm de grosor en su parte media y engrosada hacia los extremos dorsal y ventral donde llega a 11 mm de espesor. Este eje se dispone con una leve inclinación desde la cabeza medialmente hacia el cóndilo articular más lateralmente.

La cabeza del cuadrado está mal preservada, sin embargo puede corroborarse su sección triangular como la de *Rapetosaurus*. El cóndilo articular presenta una superficie proximal rugosa y de forma ovoidal, a diferencia de lo que sucede en *Nemegtosaurus*, donde es arriñonada.

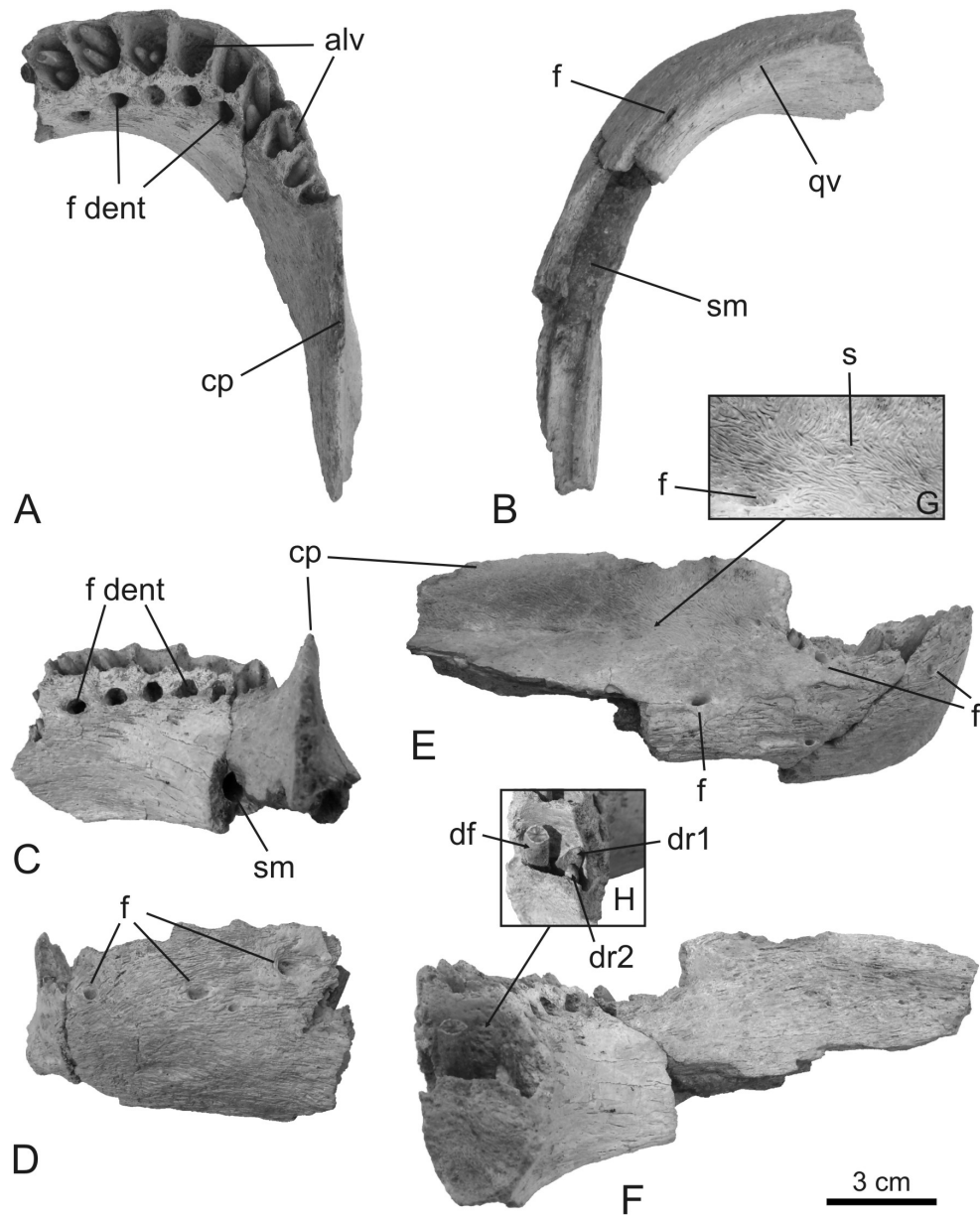
En vista lateral se observa parcialmente la fosa posterior por rotura del borde lateral. Este borde recorre el hueso desde arriba hasta  $\frac{3}{4}$  de la longitud total del cuadrado, manteniendo su espesor en 7 mm. Hacia el extremo superior, la zona de articulación con el escamoso está muy mal preservada. Por su parte, la articulación con el cuadradoyugal se encuentra deteriorada pero puede ubicarse

por sobre el cóndilo articular, en una posición lateral y posterior. No se evidencia la articulación en forma de V como la presente en *Rapetosaurus*.

### *Dentario*

Se ha preservado gran parte del dentario derecho. Tanto el extremo de la sínfisis como el extremo posterior se han perdido, lo que dificulta el reconocimiento de las zonas de articulación con los elementos postdentarios. Sin embargo, el material recuperado muestra numerosas y novedosas características que contribuyen sustancialmente al conocimiento de la anatomía mandibular de los titanosaurios.

El dentario presenta una forma de “L” invertida en vista dorsal, lo que conformaría una mandíbula frontalmente recta, como la que se observa en otros titanosaurios como *Antarctosaurus* y MPM-125R, así como en algunos diplodocoideos como *Nigersaurus* (Serenó *et al.*, 1999) y *Diplodocus*. El dentario ha preservado diez alvéolos dentarios, pero puede estimarse la presencia de algunos más hacia la sínfisis, como en otros titanosaurios (*Rapetosaurus*: 11; *Nemegtosaurus*: 13; MPM-125R: 14; *Antarctosaurus*: 16). En tal sentido en base a la condición en otros titanosaurios con dentarios cuadrangulares, el número probable de dientes en *Bonitasaura* rondaría entre 14 y 16. Los alvéolos preservados son subiguales, de bordes cuadrangulares, desde el extremo de la sínfisis hasta el ángulo mandibular, a partir de donde decrecen en tamaño posteriormente. Los últimos son de forma triangular. El alvéolo más anterior presenta tres dientes, uno joven (próximo a ser funcional) y dos de reemplazo, lo que indicaría un número de hasta tres dientes por alvéolo, como sucede en elementos mandibulares de otros titanosaurios como *Antarctosaurus* y un nuevo taxón de Cinco Saltos MCSPv- 061 (García y Cerda, 2010). Los alvéolos 2, 3, 4 y 7 presentan dos dientes en crecimiento cada uno. En el alvéolo 5 no se ha preservado ningún diente. Los alvéolos 6, 8, 9 y 10 presentan un diente en crecimiento cada uno. Todos los alvéolos con excepción de los dos últimos, muestran forámenes dentales asociados a los presentes en la cara lingual (=placa medial) del dentario.



**Figura 18-** Dentario derecho de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista posterior; **D**, vista anterior; **E**, vista lateral; **F**, vista medial; **G**, detalle de E y **H**, detalle de F. **Abreviaturas:** **alv**, alvéolos; **cp**, cresta posterior; **df**, diente funcional; **dr**, diente de reemplazo; **f**, foramen; **f dent**, foramen dental; **qv**, quilla ventral; **s**, surco; **sm**, surco meckeliano. C y D, fuera de escala.

Por detrás de la zona portadora de dientes, el dentario se afina lateromedialmente y se eleva conformando un borde afilado, perfectamente recto,

orientado anteroposteriormente. Una estructura similar pero acortada longitudinalmente se observa en *Rapetosaurus*, *Quaesitosaurus*, *Antarctosaurus* y *Nemegtosaurus*. Sobre esta zona se propuso la presencia de un estuche córneo que funcionaría como una “guillotina” con su contraparte sobre el hueso maxilar (Apesteguía, 2004).

En vista ventral se observa el surco meckeliano parcialmente relleno de sedimento, el cual recorre el borde ventral hasta la zona del ángulo mandibular, donde se comunica externamente con un foramen ubicado en la cara ventrolateral. En el extremo más anterior, el borde ventral del dentario se aguza conformando una marcada quilla.

En vista lateral se observa una leve constricción dorsoventral en el ángulo mandibular. Hacia la parte anterior, por debajo de la línea dentaria, se observan forámenes nutricios dispuestos cada tres alvéolos, los cuales pueden también observarse en vista anterior. Posteriormente, la rama ventral del dentario se ha perdido por completo, por lo que no puede establecerse su longitud, haciendo imposible su comparación con la rama dorsal. En cuanto a esta última, sólo se preservaron los 6,5 cm posteriores al último alvéolo. Este segmento, de 2 cm de altura aproximadamente, presenta un tono más grisáceo y una superficie distintiva, con surcos y forámenes microscópicos distribuidos sin orientación preferencial, pero uniformemente. Esta configuración no ha sido descrita para ningún otro saurópodo.

En vista medial, puede observarse la sección del dentario en el extremo de la sínfisis. La misma es de contorno sub-ovoidal con su lado externo casi recto y perpendicular al plano frontal (eje horizontal), mientras que su lado interno es marcadamente convexo. Sobre esta sección, puede observarse el interior de un alvéolo que preserva tres dientes de reemplazo. Sorprendentemente, la zona posterior edéntula no muestra, en vista medial, una superficie tan exquisitamente preservada como la que se observa del lado lateral del dentario y mantiene un color y una textura uniforme a lo largo de todo el hueso.



En vista anterior se observa la región de máxima altura preservada, en la zona de la sínfisis y tres de los forámenes nutricios previamente mencionados.

En vista posterior se observa la zona postdentaria, que muestra una cara medial alta y recta, así como una cara lateral que desciende en línea recta y se quiebra abruptamente hacia afuera a 1,5 cm del afilado borde dorsal. Además, se evidencia que los forámenes dentales se van ventralizando al acercarse a la zona próxima a la sínfisis.

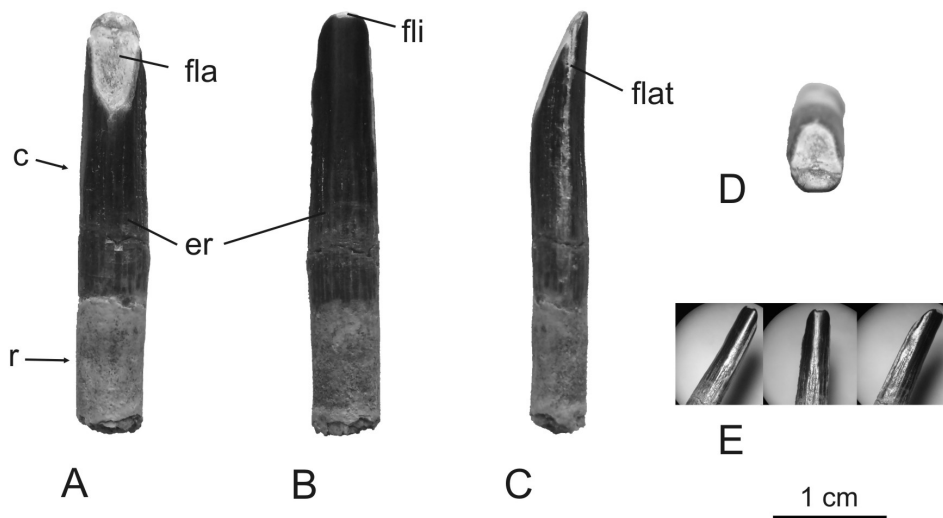
### *Dientes*

Los materiales dentarios de *Bonitasaura* incluyen 15 dientes en diferente grado de crecimiento (ninguno en uso) insertos en el dentario y un solo diente en uso, completo, hallado aislado. Se enfocará la descripción en el diente completo haciendo referencias puntuales a los dientes en desarrollo del dentario.

Es un elemento largo, angosto y comprimido en sentido labiolingual. Por su morfología no es posible precisar su ubicación, pero a los fines de la descripción se considerará provisoriamente como un diente inferior. Se observa un esmalte rugoso sobre la base de la corona. La relación corona/raíz es de 2 a 1 como en *Nemegtosaurus* y *Rapetosaurus*. En tanto, el índice SI (Slenderness Index), que discrimina a una pieza dental como de corona angosta o ancha, es de 4,5 como en la gran mayoría de los titanosaurios.

La superficie de la corona muestra un facetamiento marcado que delimita una sección hexagonal, que se va haciendo más tenue hasta perderse hacia la zona de la raíz. Esta situación de corona hexagonal está presente también en *Clasmodosaurus* (Huene, 1929) y en dientes aislados de la Formación Allen, Cretácico Superior (colección del Museo de Lamarque, Río Negro, sin número) atribuidos a titanosaurios. Notablemente, la condición hexagonal sólo se observa en el diente aislado adulto, no en los aún insertos en el dentario. Los dientes en crecimiento que se observan en el dentario presentan una sección sub-elíptica con dos carenas longitudinales, ubicadas en sus lados, separando las caras labiales de las linguales, como en *Rinconsaurus*, *Muyelensaurus* y *Pitekumsaurus*. Sólo el mayor

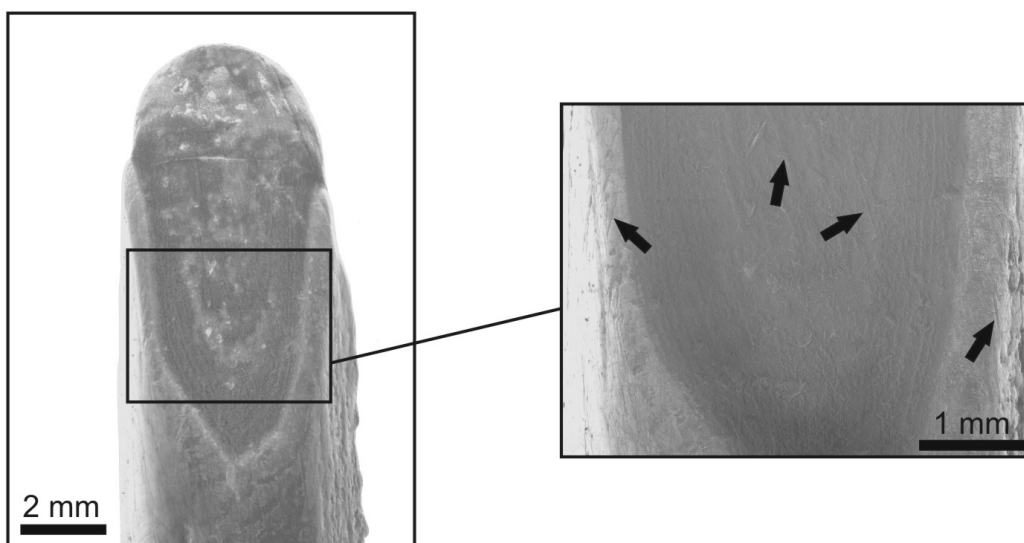
de los dientes en crecimiento (ubicado en posición anterior dentro del primer alvéolo) muestra un esbozo de facetamiento que recuerda la condición hexagonal. Otra característica a tener en cuenta es la disparidad en el grosor del esmalte entre la cara labial y la cara lingual, un aspecto descrito en el diplodocoideo *Nigersaurus* y considerado como único entre los saurópodos (Serenó y Wilson, 2005; Sereno *et al.*, 2007). La cara labial del diente de *Bonitasaura* tiene un grosor mayor que la cara lingual. Sobre la cara labial se desarrolla una faceta de desgaste de alto ángulo, como sucede en otros titanosaurios (*e.g.*, *Rapetosaurus*) y en dicraeosáuridos. En contraste con lo que ocurre en macronarios basales y también en titanosaurios basales, donde tiene lugar el desarrollo de una faceta de desgaste lingual y una labial, en *Bonitasaura* sólo se desarrolla la faceta de desgaste labial. Sobre esta faceta se observan surcos pequeños, muy finos y largos, que se orientan paralelos al eje del diente.



**Figura 19-** Diente aislado de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista labial; **B**, vista lingual; **C**, vista lateral; **D**, vista distal; **E**, detalle del facetamiento hexagonal de la corona. **Abreviaturas:** **c**, corona; **er**, esmalte rugoso; **fla**, faceta de desgaste labial; **flat**, faceta de desgaste lateral; **fli**, faceta de desgaste lingual; **r**, raíz.

En contraste con lo que ocurre tanto en macronarios basales como en titanosaurios basales, *Bonitasaura* sólo muestra un pequeño desgaste,

lingualmente, que no llega a manifestarse como una gran faceta. Además, se observan dos zonas de desgaste alargadas y angostas sobre los márgenes laterales del diente, que no llegan a formar las facetas en V de *Nemegtosaurus*. Estas zonas estarían evidenciando algún tipo de contacto lateral entre elementos dentarios. Sobre estas facetas laterales se observa una gran cantidad de pequeños surcos pero sin una orientación preferencial.



**Figura 20-** Faceta de desgaste labial de diente aislado de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460), bajo microscopía electrónica de barrido. Las flecha negra indican surcos longitudinales que se orientan preferencialmente en sentido del eje principal del diente.

### Aspectos novedosos del cráneo de *Bonitasaura*, comparaciones y discusión

La morfología craneana de los titanosaurios ha sido tema de debate desde hace varias décadas. La primera reconstrucción craneana de un titanosaurio fue la realizada por Friedrich von Huene (1929) sobre los materiales de *Antarctosaurus wichmannianus*, los cuales incluían el basicráneo, parte del techo craneano, el cuadrado, el cuadradoyugal, el escamoso y la mandíbula. Su reconstrucción estuvo basada fundamentalmente en cráneos entonces bien conocidos como el del diplodócido *Diplodocus* de la Formación Morrison. La comparación se justificaba ampliamente debido a las semejanzas (hoy reconocidas como convergencias)

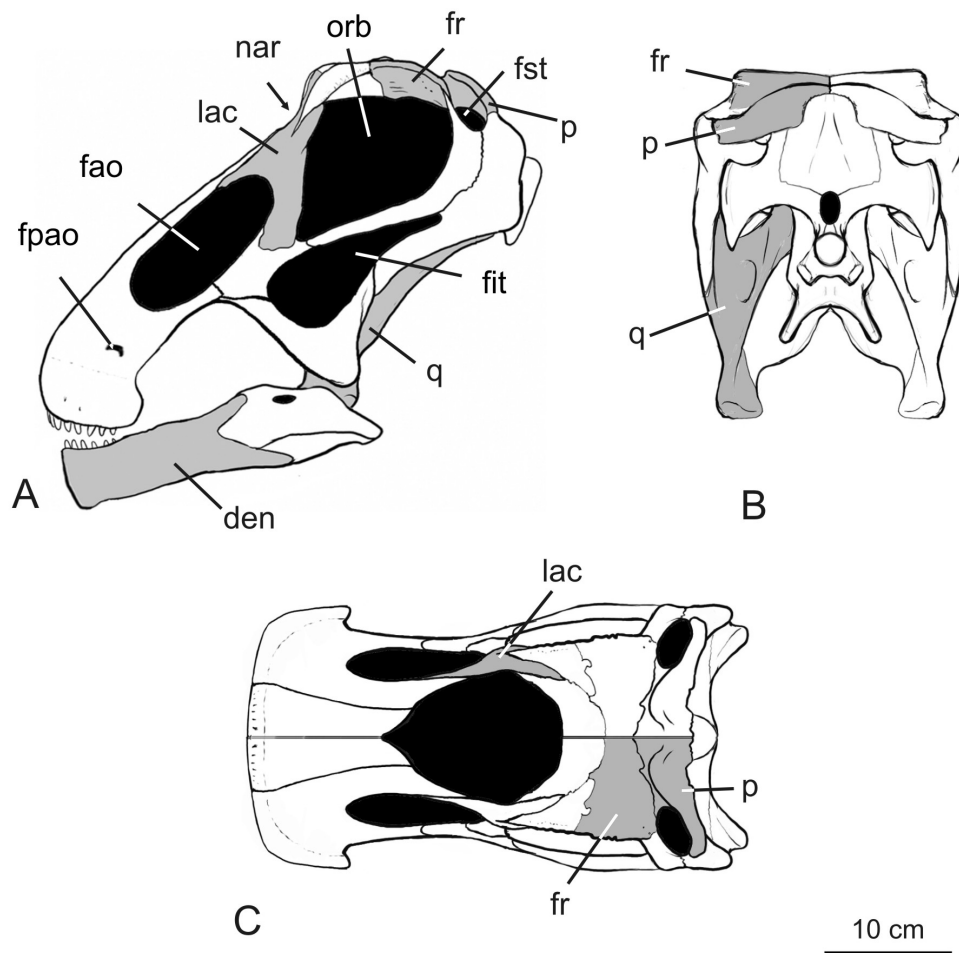
presentes en la región posterior del cráneo y en la morfología general de la mandíbula y restricción dentaria.

Los numerosos análisis filogenéticos realizados por diversos autores durante la última década mostraron una fuerte relación, bien soportada, entre titanosaurios y otras formas bien conocidas del Jurásico como *Camarasaurus* y *Brachiosaurus*. La inclusión en esta agrupación (Camarasauromorpha, Salgado *et al.*, 1997; Macronaria, Wilson and Sereno, 1998) cambió radicalmente la concepción del cráneo de los titanosaurios, llevándolo a uno de forma más alta y globosa, que se asemejaba en gran medida al cráneo alto de *Brachiosaurus*, como sugirió Calvo (1994) y posteriormente Salgado y Calvo (1997), mediante la combinación de la información disponible con las inferencias filogenéticas. Sin embargo, el hallazgo del titanosaurio *Rapetosaurus krausei* en Madagascar y las nuevas reinterpretaciones sobre el cráneo ya conocido de *Nemegtosaurus mongoliensis* de Mongolia (Wilson 2005), mostraron una variación sustancial de aquella propuesta por Calvo (1994) y Salgado y Calvo (1997). Curiosamente, en tal sentido, la nueva evidencia mostraba un cráneo con características intermedias entre *Diplodocus* y *Camarasaurus* (ver Fig. 22 para una comparación).

Los materiales craneanos de *Bonitasaura* aportan nueva información a la diversidad morfológica del grupo permitiendo una nueva reconstrucción craneana para el grupo. Esta reconstrucción se asemeja en líneas generales a la de *Rapetosaurus* (Curry Rogers y Forster, 2004) y *Nemegtosaurus* (Wilson, 2005), pero con algunas diferencias.

La fenestra supratemporal, por ejemplo, es ovoidal como en otros saurópodos, pero la pequeña contribución que hace el frontal a la misma la diferencia del caso de *Nemegtosaurus*, donde el parietal excluye al frontal de la fenestra. Si bien se desconoce la forma y grado de contribución del postorbital y el escamoso, se asume la contribución de ambos a la fenestra supratemporal, como ocurre en *Rapetosaurus* y otros titanosaurios conocidos, excepto *Nemegtosaurus* y *Quaesitosaurus*. En este último, el escamoso está excluido de la fenestra supratemporal por medio del contacto entre el postorbital y el parietal, estando el

último dirigido lateralmente. En *Bonitasaura* se observa una superficie de contacto plana sobre el proceso escamosal del parietal, apuntando ventrolateralmente. Esta superficie sugiere un contacto entre el parietal y el escamoso y, por lo tanto, una contribución a la parte posterior de la fenestra.



**Figura 21-** Reconstrucción craneana de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista lateral; **B**, vista posterior; **C**, vista dorsal. **Abreviaturas:** den, dentario; fao, fenestra ontorbitaria; fit, fenestra infratemporal; fpao, fenestra preantorbitaria; fr, frontal; fst, fenestra supratemporal; lac, lacrimal; nar, narinas externas; orb, orbita; p, parietal; q, cuadrado. En gris, los huesos preservados (Modificado de Gallina y Apesteguía, 2011). **Nota:** La fenestra infratemporal y la fenestra preanteorbital se reconstruyen a modo puramente gráfico. El ancho lateral de las narinas, en cambio, representa el resultado dado por el límite medial del hueso lacrimal y las características del frontal.

Uno de los puntos de mayor controversia sobre el aspecto del cráneo de los titanosaurios ha sido la posición de las narinas externas, ya que la mayoría de los materiales craneanos publicados (inclusive los cráneos mas completos como *Nemegtosaurus* y *Quaesitosaurus*), no presentan la región mediodorsal del cráneo bien preservada. En los saurópodos no-titanosaurios, las narinas externas estan rodeadas dorsalmente por los nasales y ventralmente por los premaxilares y maxilares. Dentro de los titanosaurios, la situación sólo puede analizarse en *Nemegtosaurus*, *Rapetosaurus* y *Bonitasaura*.

El caso de *Nemegtosaurus* es difícil de ratificar. Tanto en la reconstrucción original aportada por Nowiński (1971: fig.2) como en la de Upchurch (1999), el lacrimal participa de la apertura de las narinas externas con una posición bien retraída dorsalmente en el cráneo. Sin embargo, Wilson (2005: fig. 16) opta por no incluir al lacrimal en la apertura de las narinas ya que la mala preservación tanto del proceso lateral del nasal como del proceso dorsal del maxilar no hacen posible contrastar si están o no en contacto, lo que definiría la participación del lacrimal en el borde de las narinas. Por otro lado, *Rapetosaurus* y *Bonitasaura* presentan una entrada notoria y de superficie suave sobre la cara dorsal del lacrimal, contribuyendo así a la apertura de las narinas. Asimismo, la contribución del lacrimal a las narinas tendría lugar un poco más posterior en *Bonitasaura* que en *Rapetosaurus*. Por lo tanto, la contribución del lacrimal a las narinas externas en estos dos titanosaurios (más la condición incierta de *Nemegtosaurus*) podría estar describiendo la condición normal para los titanosaurios y sería una potencial sinapomorfía para el grupo.

El lacrimal brinda información adicional relacionada a la morfología de la fenestra antorbital, estrictamente a su borde posterior. La fenestra antorbital en *Bonitasaura* se reconstruye aquí como ovoidal y alargada, tal como la muestra *Rapetosaurus*, y contrastando así con la triangular presente en *Nemegtosaurus* y en los embriones procedentes de Auca Mahuevo (Chiappe *et al.* 2001). La extensión de esta fenestra se infiere en base a las proporciones del hueso dentario, que marca, en cierta forma, el límite anterior estimado del cráneo. Si bien no se ha preservado

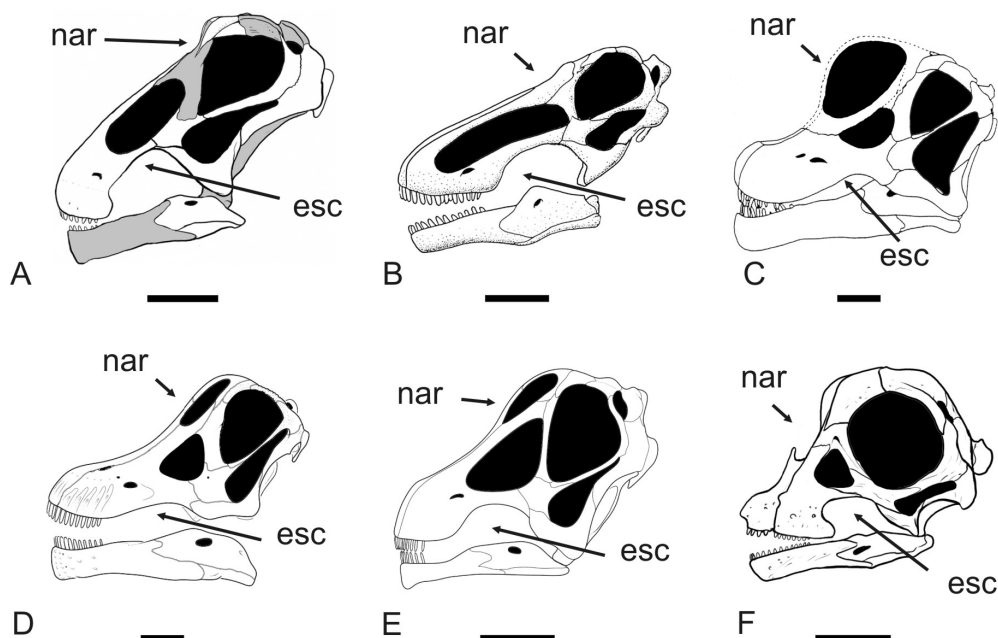
el maxilar de *Bonitasaura*, el borde anterior de la fenestra antorbital se reconstruye de forma redondeada en base a *Rapetosaurus*, a un espécimen de *Ampelosaurus* aún no publicado y gentilmente mostrado por J. Le Loeuff en el Musée des Dinosauriens (Espéraza, Francia) y a un nuevo taxón procedente de Rincón de los Sauces de la provincia de Neuquén (Filippi *et al.* 2009), también gentilmente mostrado por L. Filippi.

La fenestra preantorbital de los neosaurópodos y su trayectoria ontogenética ha cobrado relevancia en los últimos años.

Chiappe *et al.* (2001) describieron la presencia de una escotadura ventral hacia el margen posterior del maxilar en los embriones de Auca Mahuida. Esta estructura, que está rodeada caudalmente por el yugal y el cuadradoyugal, fue considerada por estos autores como “similar” a la escotadura presente en *Rapetosaurus*. Por otro lado, Salgado *et al.* (2005b) discutieron las homologías de esta estructura y consideran a la escotadura embrionaria como homóloga a la fenestra preantorbital de los neosaurópodos adultos (*e.g.* *Diplodocus*, *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*), proponiendo en ese contexto la existencia de un proceso de cierre a lo largo de la ontogenia (Salgado *et al.*, 2005b: fig. 6). Sin embargo, esos autores no descartaban que una porción de la escotadura ventral observada en los embriones hubiera podido formar parte de la zona arqueada postdentígera que conservan los titanosaurios en estado adulto.

Posteriormente, García (2007) reforzó la interpretación original de Chiappe *et al.* (2001) con un exhaustivo análisis de los maxilares de los embriones de Auca Mahuevo, aumentando las correlaciones espaciales laterales y mediales a los mismos. Su estudio reveló que la fenestra preantorbital en los embriones se localiza anteriormente a la escotadura ventral, como sucede en los cráneos de los titanosaurios adultos. Esta escotadura, que se reconoce en todos los cráneos conocidos de titanosaurios, estaría representando una posible sinapomorfía del clado (García *et al.*, *en prensa*).

En el caso de *Bonitasaura*, esto resulta especulativo debido a la ausencia de los huesos que se encuentran involucrados, pero a modo puramente gráfico y explicativo, se reconstruye esta estructura en el cráneo.



**Figura 22-** Diferentes reconstrucciones de cráneos de titanosaurios en vista lateral. **A**, *Bonitasaura*; **B**, *Rapetosaurus* (modificado de Curry Rogers y Forster, 2004); **C**, *Nemegtosaurus* según Calvo (1994) y Salgado y Calvo (1997); *Nemegtosaurus* según Wilson (2005); **D**, *Antarctosaurus* (A, Yates, com. pers.); **E**, embrión de Auca Mahuevo (Modificado de Salgado *et al.*, 2005b). **Abreviaturas:** esc, escotadura ventral; nar, narinas externas. Escala 10 cm en A-D, escala 10mm en E.

Wilson (2002, 2005) propuso que la condición bien rugosa y ornamentada de los elementos que rodean a las orbitas (esto es: frontales, postorbitales y prefrontales) era una posible sinapomorfía compartida por *Nemegtosaurus* y *Quaesitosaurus*. Por esta razón, así como por la forma de la sínfisis y de los dientes, Apesteguía (2004) sugirió que *Bonitasaura* se hallaría relacionado a los nemegtosáuridos, considerando a los mismos como “todos los titanosaurios más cercanamente relacionados a *Nemegtosaurus* que a *Saltasaurus*”.

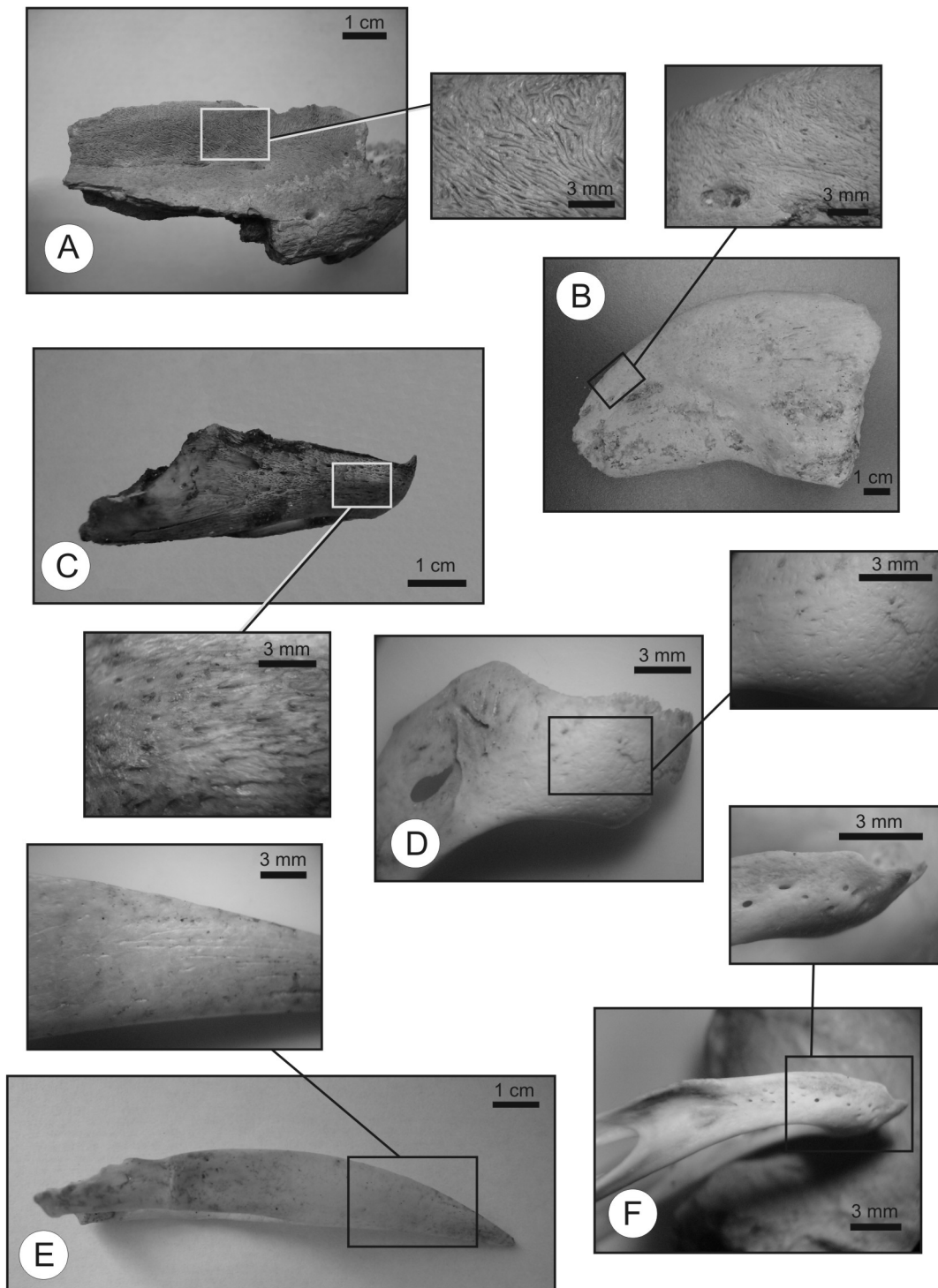
Aunque en el análisis filogenético aquí desarrollado *Bonitasaura* es rescatado en esa posición, el concepto de Nemegtosauridae es ahora más



restringido, por lo que *Bonitasaura* queda excluido (ver Capítulo VI). En cuanto a los caracteres que los relacionan, como se mencionara en la descripción del frontal, la condición rugosa y ornamentada de los mismos se halla presente en una distribución más amplia que la reconocida previamente, incluyendo tanto macronarios basales como derivados. Así, este carácter demuestra no ser válido como sinapomorfía de Nemegtosauridae.

Otro punto interesante resulta la identidad del borde posterior edéntulo en el dentario. Wilson (2005) reconoció un coronoides (=intercoronoides) parcialmente fusionado en la mandíbula de *Nemegtosaurus*, justo por detrás de la línea dentaria. En el mismo sentido, dedujo que la misma situación ocurriría en *Bonitasaura*, explicando así la peculiar superficie descrita por Apesteguía (2004). Sin embargo, el análisis detallado aquí brindado no mostró los mismos resultados. Como se describió previamente, la región posterior de la mandíbula no presenta evidencia alguna de ningún elemento postdentario independiente ni sutura o línea de contacto. Todo este segmento, con un borde recto y afilado, es parte del hueso dentario. La condición observada en *Bonitasaura* se sustenta también mediante la comparación con el material mandibular de *Antarctosaurus*, en el cual existe un segmento edéntulo de las mismas dimensiones que en *Bonitasaura* que, de igual modo, se encuentra compuesto enteramente por el hueso dentario. Posteriormente a este sector, se encuentra en *Antarctosaurus* tanto el coronoides como otros elementos postdentarios, situación que podría también inferirse para *Bonitasaura*.

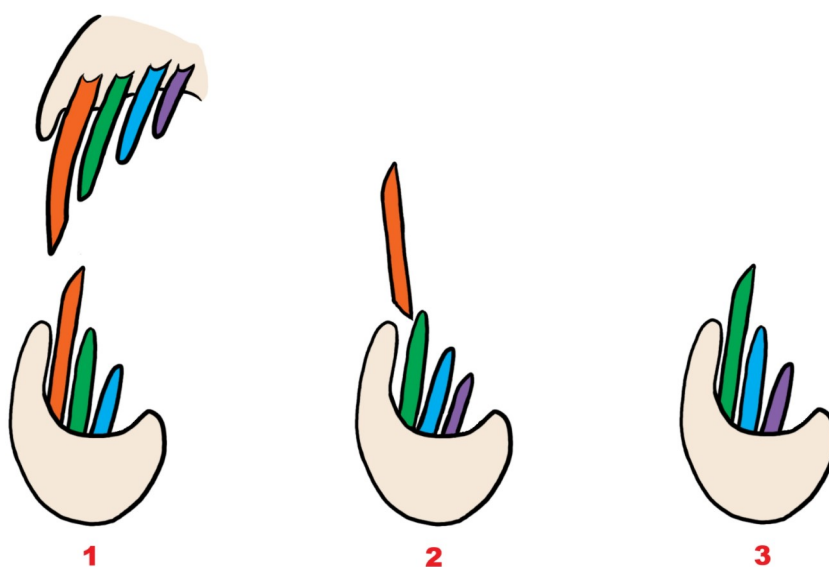
La superficie distintiva que caracteriza a la región postdentada del dentario permitió hipotetizar sobre la posible presencia de una cubierta queratinosa que, a modo de guillotina, habría actuado con eficiencia en el corte del material vegetal (Apesteguía, 2004). Si se comparan las superficies de los huesos mandibulares de algunos ejemplares de aves y tortugas, los cuales portan una cubierta queratinosa en vida, no se advierte una estrecha correlación con el patrón y morfología de surcos y forámenes observados en el dentario de *Bonitasaura*.



**Figura 23-** Comparación de la superficie ósea de diferentes elementos que portarían cubiertas queratinosas en vida de varios Reptilia. **A**, dentario del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi*; **B**, falange ungual del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi*; **C**, dentario de la tortuga *Chelonia mydas*; **D**, dentario del ave *Myiopsitta*; **E**, dentario del ave *Ramphastos toco*; **F**, dentario del ave *Athene curicularia*.

Esta situación restaría sustento a la hipótesis de Apesteguía (2004). Sin embargo, existen notables similitudes entre la superficie de la región edéntula del dentario y la superficie dorsoanterior de una falange ungual del holotipo de *Bonitasaura*, por lo que la presencia de algún tipo de estructura cornea que cubría la región posterior del dentario no se descarta, aunque desconocemos su morfología y probable función.

Finalmente, la información provista por los elementos dentados de *Bonitasaura* permite analizar ciertos aspectos relacionados con el reemplazo dental. Se han descrito dos premaxilares de titanosaurios procedentes de las provincias de Salta (Powell, 1979) y Río Negro (Coria y Chiappe, 2001) en donde se pudo observar el patrón de reemplazo dental. En ambos especímenes se reconocieron hasta tres dientes de reemplazo por detrás del diente funcional ubicado labialmente. Sin embargo, esta condición parece ser distinta en la mandíbula, ya que se observa un diente joven sin desgaste (próximo a ser funcional) y dos dientes de reemplazo en el alvéolo más medial del dentario de *Bonitasaura* como así también en el último alvéolo frontal del dentario de *Antarctosaurus*. Una situación similar ha sido recientemente publicada para el fragmento de dentario procedente de Cinco Saltos MCSPv- 061 (García y Cerda, 2010).



**Figura 24-** Patrón de reemplazo dental reconocido en titanosaurios de Sudamérica, evidenciando la diferencia en número de dientes superiores e inferiores.

De lo observado en al menos estos tres especímenes sudamericanos, puede concluirse que la condición presente es la de presentar tres dientes por alvéolo como máximo (uno funcional y dos de reemplazo). Además, debe destacarse, que *Bonitasaura* presenta tres dientes en el alvéolo más medial, y dos o sólo un diente en los alvéolos más posteriores, sugiriendo así una diferenciación en la tasa de reemplazo a lo largo de la línea dentaria. Esta diferenciación podría hallarse en concordancia con lo propuesto por Nowiński (1971) para *Nemegtosaurus* como una “ola de recambio” de los elementos dentados.

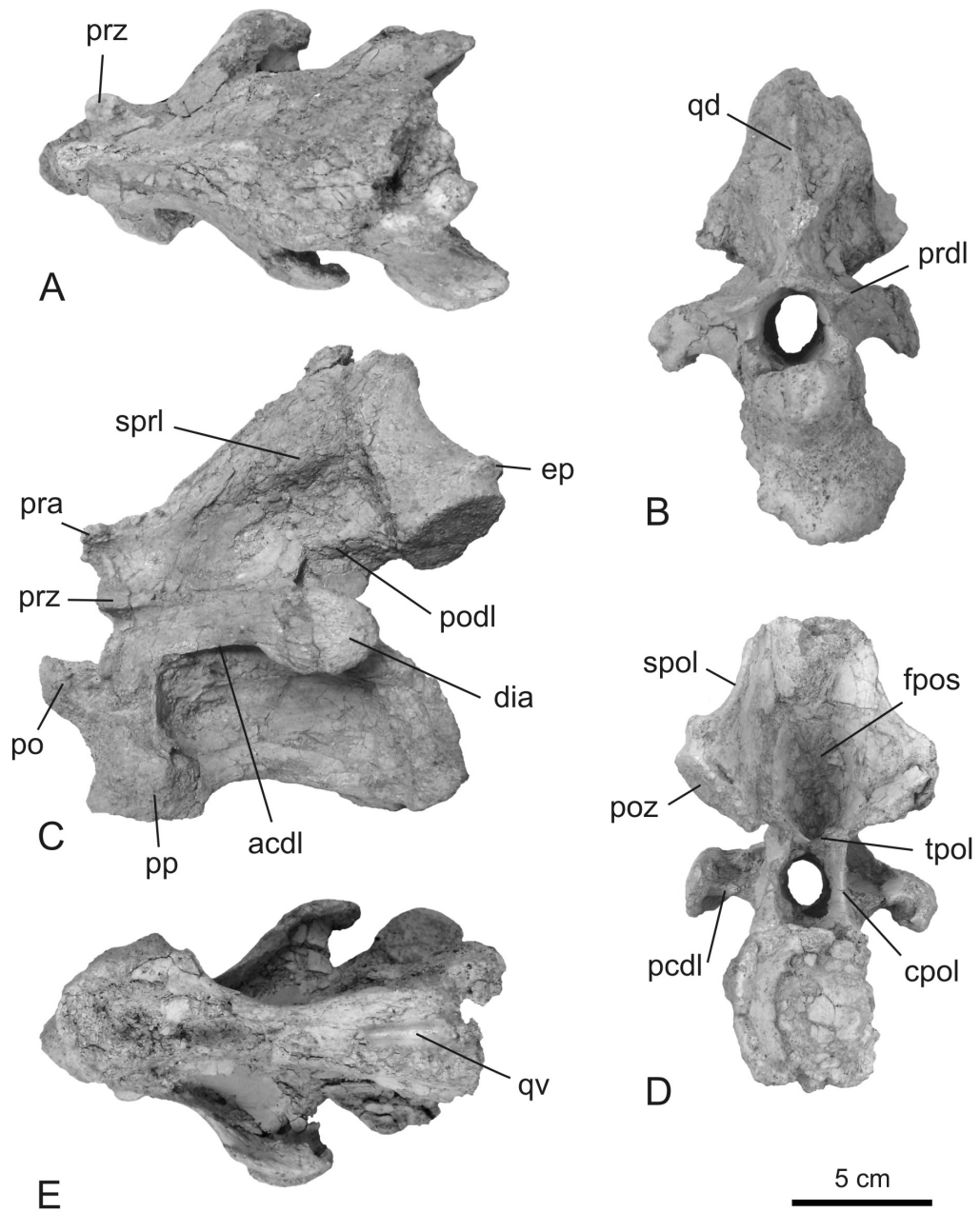
## **Osteología postcraneana - Esqueleto axial**

### **Vértebras cervicales y costillas**

#### *Axis*

Se ha preservado el axis completo en buen estado, aunque levemente deformado en sentido lateral. Éste comprende el centro vertebral (formado por la fusión del intercentro y pleurocentro axial) y el arco neural. Asimismo, el pleurocentro del atlas se halla adicionado anteriormente conformando el proceso odontoideo.

El centro es largo y bajo. Está fuertemente comprimido en su parte media, donde llega a constituirse como una simple lámina de hueso de 5 mm de espesor. Sus medidas son 16 cm de largo (incluyendo al proceso odontoideo) y 5,5 cm de alto. La cara lateral del centro es cóncava y presenta un pleurocelo alargado de unos 2 cm de largo por 1cm de alto, en la parte anterior, cercano al intercentro, similar a lo observado en *Futalognkosaurus*. No hay evidencias de forámenes neumáticos accesorios como sucede en *Saltasaurus* y en el axis 196/CRP/GSI/05 procedente de Nand, India (Wilson y Mohabey, 2006). Si bien las parapófisis se encuentran dañadas, pueden ubicarse por detrás del intercentro hacia el borde ventral del centro.



**Figura 25-** axis de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **dia**, diapófisis; **ep**, epipófisis; **fpos**, fosa postespinal; **pa**, parapófisis; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **po**, proceso odontoideo; **podl**, lámina postzigodiapofisial; **poz**, postzigapófisis; **pp**, parapófisis; **pra**, proceso anteroespinal; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prz**, prezigapófisis; **qd**, quilla dorsal; **qv**, quilla ventral; **spol**, lámina espinopostzigapofisial; **sprl**, lámina espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial.

El proceso odontoideo, de forma esférica pero con su parte dorsal netamente plana, se proyecta anteriormente a modo de balcón, como sucede en *Diplodocus*, *Dicraeosaurus*, *Camarasaurus* y *Brachiosaurus*. La cara ventral del centro es levemente cóncava y presenta una marcada quilla longitudinal en el tercio posterior como en *Neuquensaurus* y el axis de la serie A de Peirópolis. La cara articular posterior es fuertemente cóncava.

El arco neural, por su parte, es de aproximadamente el doble de alto que el centro y se encuentra completamente fusionado al mismo. El canal neural presenta un perímetro suboval, comprimido lateralmente, de unos 2,5 cm de ancho y 3 cm de alto. Las diapófisis se ubican en un punto medio a lo largo del centro y están constituidas por facetas ovoidales, de unos 4 cm de largo por 3 cm de alto. Anteriormente se conectan a las prezigapófisis por medio de las láminas prezigodiapofisiales (prdl), las cuales se encuentran someramente marcadas. A la vez, las diapófisis se conectan al centro por medio de las láminas centrodiapofisiales anteriores (acdI), bien conspicuas y engrosadas. Posteriormente, las diapófisis se conectan a las postzigapófisis por medio de las láminas postzigodiapofisiales (podI), las cuales son más notorias en las partes más cercanas a las diapófisis y se pierden hacia las postzigapófisis. Las láminas centrodiapofisiales posteriores (pcdl) están bien desarrolladas y pueden observarse en vista posterior.

Las prezigapófisis, muy reducidas, se ubican anteriormente, donde articulan con las neuroapófisis del atlas. Las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) son notorias pero han migrado dorsalmente desconectándose de las prezigapófisis y conectándose en un punto medio donde conforman, junto con la quilla media de la espina, un proceso anterior aquí llamado “proceso anteropinal”. Dorsalmente, estas láminas se engrosan hacia el tope de la espina conformando dos protuberancias laterales bien conspicuas.

Las postzigapófisis, de mayor tamaño, son ovoidales, de 4 cm de largo por 3 cm de ancho. Por sobre estas últimas se ubican bien desarrolladas epipófisis como las presentes en *Patagosaurus*, *Camarasaurus*, *Diplodocus*, *Euhelopus*, *Futalognkosaurus* y el axis de la Serie A de Peirópolis. Posteriormente, pueden

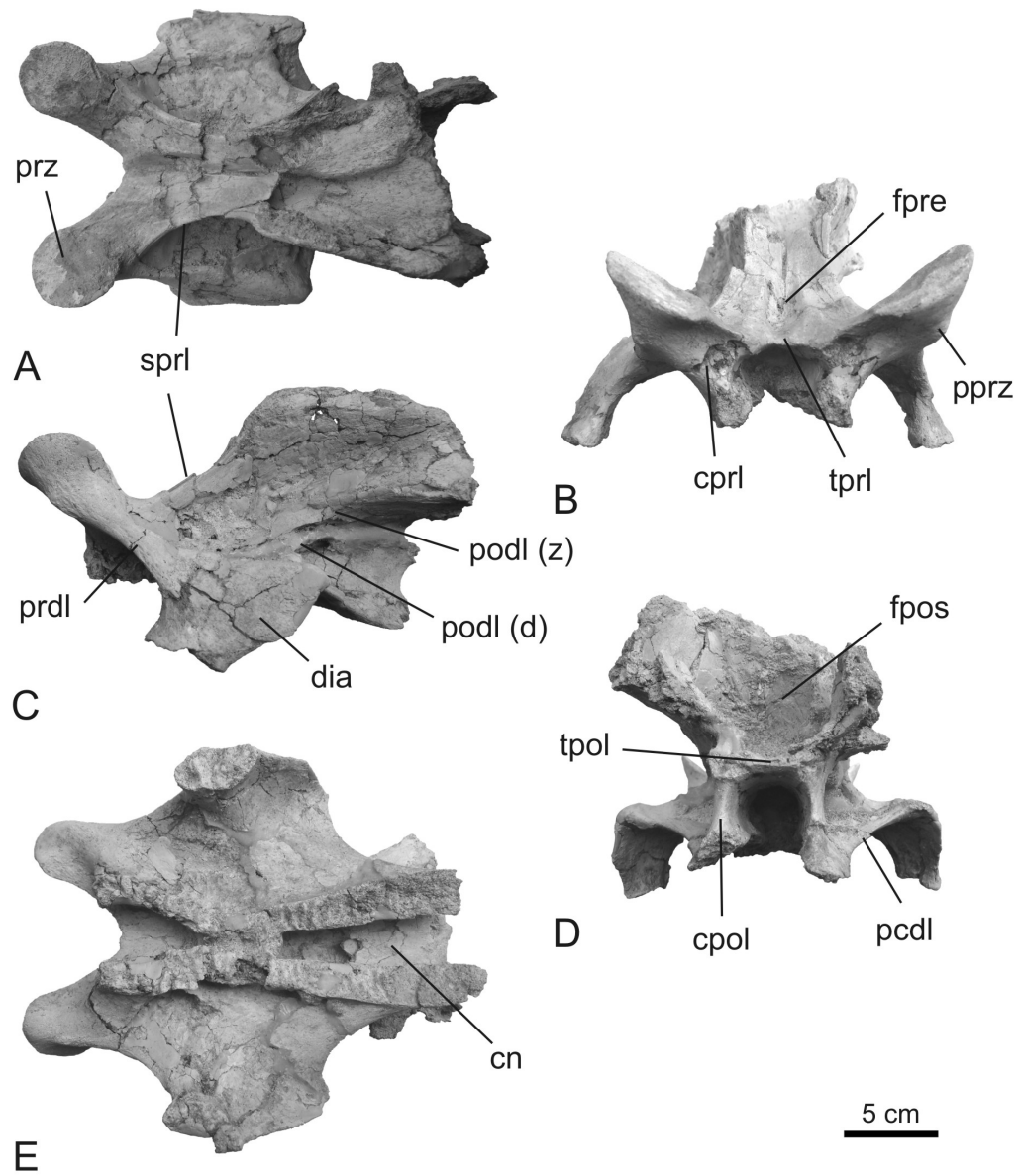
observarse las láminas que conectan las postzigapófisis con las espina (láminas espinopostzigapofisiales, spol) y la que las comunica entre ellas (lámina intrapostzigapofisial, tpol), las cuales encierran una gran fosa triangular postespinal. Por debajo de esa fosa, las láminas centropostzigapofisiales (cpol), paralelas, conectan a las postzigapófisis con el centro vertebral.

La espina neural, globosa y robusta, se orienta oblicuamente en un ángulo de 45° aproximadamente y se proyecta hacia atrás, tal como lo hace en *Diplodocus*, *Dicraeosaurus*, *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*, *Futalognkosaurus* y 196/CRP/GSI/05. Lateralmente presenta una superficie cóncava delimitada dorsalmente por las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y ventralmente por las prezigodiapofisiales (prdl) y postzigodiapofisiales (podl). Dorsalmente se observa una quilla media que recorre toda la espina desde el proceso anteropinal hasta el tope de la misma. Posteriormente, la espina culmina en una pequeña fosa ubicada por encima de la fosa postespinal.

#### *Arco neural anterior 4?*

De acuerdo a su tamaño y proporciones, se asigna un arco cervical anterior preservado a la cervical 4 o 5. En general, se encuentra completo a excepción de su parte dorsal más posterior, la cual está un poco dañada.

En contraste con el axis previamente descrito, es notable la superficie de contacto con el centro vertebral, desarrollada a lo largo de la base de los pilares del arco, la cual evidencia en sus diversas rugosidades la nula fusión ósea que los elementos poseían en vida. El arco mide 20,5 cm de largo por 10 cm de alto. El ancho máximo, incluyendo las diapófisis, es de 15,5 cm. Estas últimas son alargadas, de unos 5,5 cm, y se proyectan hacia abajo y adelante, donde reducen su longitud notablemente. La superficie de articulación con el tubérculo, de sección ovoidal, se orienta hacia abajo. Asimismo, se conectan anteriormente con las prezigapófisis por medio de láminas prezigodiapofisiales (prdl) bien marcadas y elongadas, como en *Futalognkosaurus*. Contrariamente, en la Serie A de Peirópolis, *Saltasaurus* y *Neuquensaurus*, no pueden reconocerse como láminas conspicuas.



**Figura 26-** Cervical 4? de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **cn**, canal neural; **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **cprl**, lámina centroprezigapofisial; **dia**, diapófisis; **fpos**, fosa postespinal; **fpre**, fosa prespinal; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **podl (d)**, lámina postzigodiapofisial sector diapofisial; **podl (z)**, lámina postzigodiapofisial sector zigapofisial; **pprz**, proceso prezigapofisiario; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prz**, prezigapófisis; **sprl**, lámina espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **tprl**, lámina intraprezigapofisial.



Posteriormente, las diapófisis se conectan con las postzigapófisis por medio de las láminas postzigodiapofisiales (podl) y al centro vertebral por medio de las láminas centrodiafopisiales posteriores (pcdl). Las láminas postzigodiapofisiales se encuentran divididas en dos tramos, uno zigapofisial y otro diafopisial, como ocurre en *Uberabatitan riberoi* (Salgado y Carvahho, 2008).

Anteriormente, las prezigapófisis, de facetas prácticamente circulares, se ubican a media altura del arco neural con las carillas dispuestas en un ángulo de 45° de inclinación con respecto al plano horizontal. Ventralmente, conspicuas láminas centroprezigapofisiales (cpri) conforman los bordes laterales del canal neural. La lámina intraprezigapofisial (tpri) une ambas prezigapófisis bordeando dorsalmente dicho canal. Por debajo de las prezigapófisis, destacan bien marcados procesos prezigapofisarios. Estos procesos, bien documentados en el clado Serpentes, son hallados también en las vertebrae cervicales de *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Malawisaurus*, *Futalognkosaurus* y *Neuquensaurus*, entre los saurópodos.

Hacia la espina neural, las laminas espinoprezigapofisiales (spri) recorren la cara anterior de la espina por los bordes laterales, partiendo desde las prezigapófisis. El recorrido de estas láminas hacia el tope de la espina es interrumpido por un quiebre abrupto de orientación. Sin embargo, dado que la zona más dorsal de la espina se encuentra dañada, no es posible interpretar si este quiebre particular de las láminas existe como tal. Se observa una fosa prespinal bien marcada como en *Futalognkosaurus*, la serie A de Peirópolis y *Trigonosaurus* (Campos *et al.*, 2005), pero menos extendida longitudinalmente. En vista posterior, la mala preservación de la zona impide delimitar las postzigapófisis. Sin embargo, las láminas intra (tpol) y centropostzigapofisiales (cpol) están bien desarrolladas, delimitando el borde dorsal y lateral del canal neural respectivamente. La fosa postespinal, de forma trapezoidal, está muy desarrollada y se profundiza como en *Futalognkosaurus*, aunque en el taxón neuquino no llega hasta la mitad de la longitud del arco como en *Bonitasaura*. Ventralmente, la base del arco presenta un

estrechamiento lateral a la mitad del largo total del arco, como se observa en *Rapetosaurus* y MPM-125R.

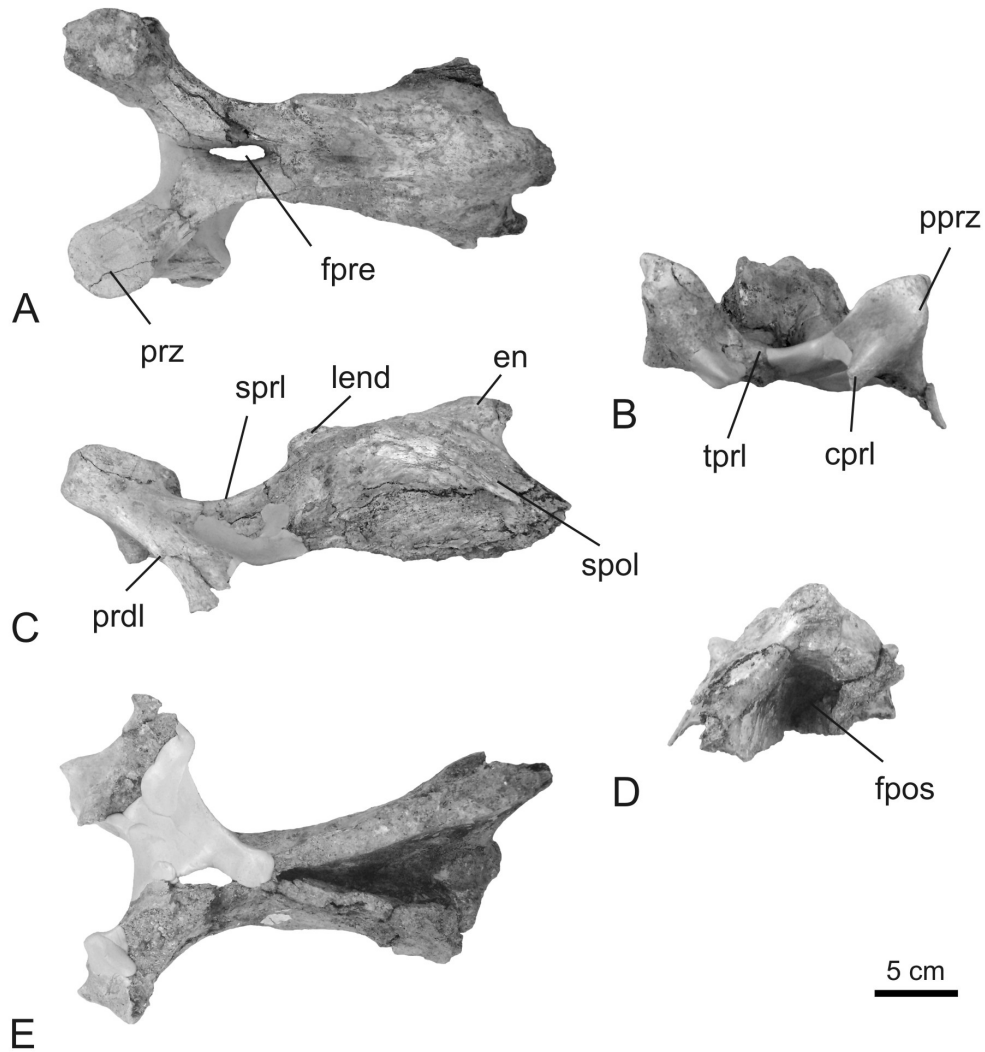
#### *Arco neural medio 6?*

Un arco neural incompleto, probablemente perteneciente a una cervical media, está preservado. Teniendo en cuenta sus medidas y la orientación de su espina neural, este arco pertenecería a la cervical 6 ó 7. La base del arco neural, incluyendo las paredes y el techo del canal neural, no se ha preservado. Asimismo, la parte más posterior, que incluye a las postzigapófisis, se encuentra mal preservada. El largo total es de 24 cm y el alto se estima en 12 cm. El ancho máximo no ha podido determinarse ya que las diapófisis no se han preservado. Sin embargo, gran parte de la lámina prezigodiapofisial (prdl) izquierda es evidente, y permite ubicar a la diapófisis hacia la mitad anterior del arco.

Anteriormente, las prezigapófisis muestran una superficie circular de 4 cm de diámetro y se encuentran orientadas a 60° del plano sagital. Ventralmente se evidencian los comienzos de las láminas centroprezigapofisiales (cpri). Entre ambas prezigapófisis, la lámina intraprezigapofisial (tpri) está bien desarrollada. Como sucede con el arco neural de la cervical anterior, los procesos prezigapofisarios están bien desarrollados, en este caso proyectados hacia delante.

Las láminas espinoprezigapofisiales (spri) están bien desarrolladas hasta la mitad de la espina neural en donde se proyectan dorsalmente en forma de “lengüeta”. Esta condición, quizá prefigurada en el axis como dos tuberosidades y en el arco cervical anterior como un marcado cambio de orientación en la lámina, no se encuentra en ningún otro saurópodo, y aquí se propone como autapomorfía de *Bonitasaura*. En la cervical anterior de *Saltasaurus* (PVL 4017-139) aparece una estructura similar, pareada, que Powell (1986) describe como tuberosidades espinales. Sin embargo, la condición de *Saltasaurus* no es homóloga a la aquí descrita ya que las tuberosidades son laterales a las láminas espinoprezigapofisiales y, por lo tanto, no forman parte de ellas. La fosa prespinal, bien marcada y profunda, se extiende unos 4 cm desde la base de la cara dorsal de

la espina neural. El tope de la espina es globoso y se ahúsa proyectándose hacia atrás. Posteriormente, puede prefigurarse una fosa postespinal bien desarrollada y profunda, aunque sus límites no pueden ser definidos.

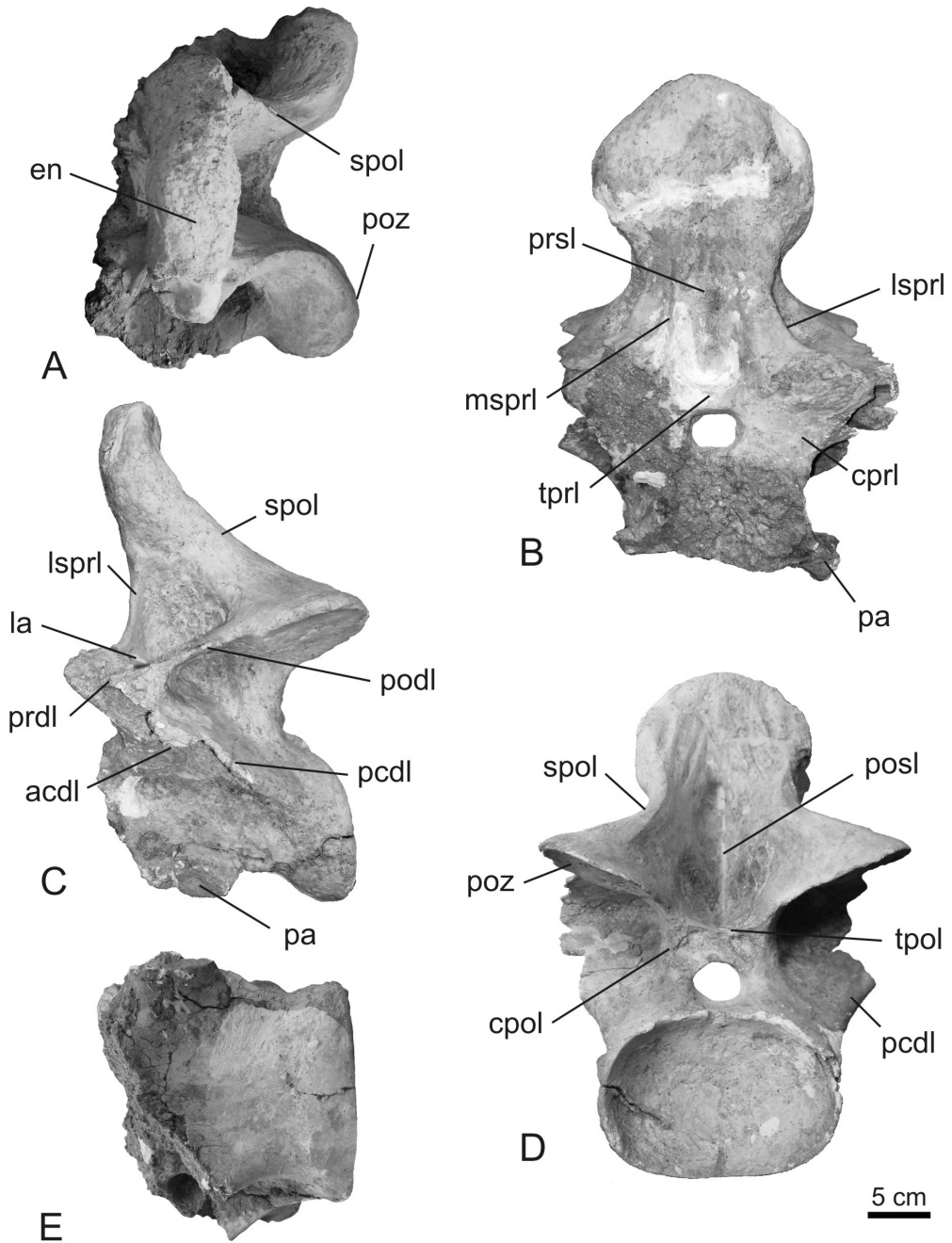


**Figura 27-** Cervical 6? de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **cpri**, lámina centroprezigapofisial; **en**, espina neural; **fpos**, fosa postespinal; **fpre**, fosa prespinal; **lend**, "lengüeta" dorsal; **pprz**, proceso prezigapofisiario; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prz**, prezigapófisis; **spol**, lámina espinopostzigapofisial; **sprl**, lámina espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **tpri**, lámina intraprezigapofisial.

*Cervical posterior 13?*

Se ha preservado una vértebra de posición cervico-dorsal que aquí se describirá como la última cervical. En líneas generales se encuentra completa, aunque la cara anterior del centro y el extremo anterior del arco neural, que incluye a las prezigapófisis, están muy dañados. El centro es bajo, opistocélico, y está deprimido dorsoventralmente. Las caras laterales y ventral son cóncavas. La vértebra posee un arco neural alto, casi tres veces la altura del centro vertebral, el cual se encuentra completamente fusionado al mismo.

En vista anterior se observa parcialmente el contorno ovoide del centro y las parapófisis bajas y bien proyectadas lateroventralmente. Por el estado de preservación en esta zona es imposible precisar el grado de convexidad del cóndilo. El arco neural posee una base ancha conformada por pilares amplios que apoyan sobre el borde dorsal del centro vertebral en forma oblicua. El canal neural es subcircular, con el borde dorsal recto. Las prezigapófisis no están preservadas, por lo que no puede describirse su forma, orientación, ni extensión lateral. Sin embargo se evidencia una lámina intraprezigapofisial (tpri) gruesa y ubicada horizontalmente como techo del canal neural. La espina neural presenta una forma de “ojo de cerradura”, es alta y extremadamente robusta en su parte distal. Los bordes laterales de la espina están compuestos por dos pares de láminas, las cuales presentan una lámina lateral y una medial cada uno. Estas láminas se corresponderían a las láminas espinoprezigapofisiales lateral y medial (lsprl y msprl *sensu* Bonaparte *et al.*, 2006) que se observan en el sonfospóndilo no titanosaurio *Ligabuesaurus leanzai*. Sobre la cara anterior de la espina se observa la lámina prespinal (prsl) marcada tenuemente. El borde distal de la espina, de forma romboidal, es masivo y muy rugoso en sus bordes. La morfología general ensanchada en esta parte distal de la espina es muy similar a la observada en *Ligabuesaurus*, *Mendozasaurus* y *Futalognkosaurus*.



**Figura 28-** Cervical 13? de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista dorsal; **B**, vista anterior; **C**, vista lateral; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **cpri**, lámina centroprezigapofisial; **en**, espina neural; **la**, lámina accesoria; **lspri**, lámina espinoprezigapofisial lateral; **msprl**, lámina espinoprezigapofisial medial; **pa**, parapófisis; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **podl**, lámina postzigodiapofisial; **posl**, lámina postespinal, **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **tprl**, lámina intraprezigapofisial.

En vista lateral puede observarse que el centro vertebral es bajo y alargado, con un pleurocelo largo y acuminado posteriormente. Éste es muy profundo en su parte más anterior, llegando casi hasta el plano sagital de la vértebra. Las parapófisis, alargadas anteroposteriormente, se disponen en la mitad anterior del centro vertebral sobre el borde lateroventral del mismo. El arco neural se apoya en el medio del centro, aunque la inclinación hacia adelante de la espina sugiere un apoyo más anterior. Las prezigapófisis no están preservadas por lo que no puede estimarse si sobrepasaban o no el borde anterior del centro vertebral. Por sobre el centro y por debajo de la altura de las diapófisis (no preservadas) se observan dos fosas profundas, alineadas en posición oblicua. La más dorsal es triangular y está limitada anteriormente por las láminas centroprezigapofisiales (cpri), dorsalmente por las prezigodiapofisiales (prdi) y, posteriormente, por las centriadiapofisiales anteriores (acdi). La fosa posterior es más alargada, de contorno subtriangular, y está dorsalmente cubierta por las láminas centriadiapofisiales posteriores (pcdi) de gran desarrollo lateral. Por detrás de las diapófisis se observa una fosa triangular muy profunda que ocupa más de la mitad del largo del arco neural. Las postzigapófisis son grandes, subcirculares, y su extensión posterior llega hasta el borde posterior del centro vertebral. Están comunicadas con el centro vertebral por medio de láminas centropostzigapofisiales (cpol) bien anchas y robustas. Se observa el borde dorsal del canal neural proyectándose posteriormente por detrás del borde de las láminas centropostzigapofisiales (cpol). Desde las postzigapófisis hacia las diapófisis se desarrollan las láminas postzigodiapofisiales (podi) que se disponen oblicuas, cerrando dorsalmente la amplia fosa triangular previamente mencionada. La espina neural está inclinada hacia adelante y probablemente haya alcanzado el margen anterior del centro vertebral. Por encima de las diapófisis, sobre la base lateral de la espina, se desarrolla una fosa bien profunda de forma triangular. El margen anterior de la fosa lo conforman láminas espinoprezigapofisiales laterales (lspli) bien conspicuas. Posteriormente, las láminas espinopostzigapofisiales (spol), bien anchas y robustas, cierran la fosa triangular en forma oblicua. En la parte más basal de la fosa se observa una lámina accesorio pequeña que conecta las láminas

espinoprezigapofisiales laterales (lsprl) con las postzigodiapofisiales (podl). El margen lateral de la espina, en su parte distal, está muy engrosado y rugoso.

En vista posterior puede observarse el cótilo de sección ovoide y concavidad bien marcada. La extensión lateral del arco neural, particularmente en su base, se hace evidente por el amplio desarrollo en este sentido de las láminas centrodiapofisiales posteriores (pcdl). El canal neural, subcircular, se apoya sobre el centro y presenta un reborde dorsal levemente proyectado hacia afuera. Las láminas centropostzigapofisiales (cpol) bordean lateralmente al canal neural llegando hasta el límite medial de las postzigapófisis. Estas superficies de articulación intervertebral, de gran desarrollo y sección circular, se disponen a 30° del plano horizontal. Entre ellas, se observa la lámina intrapostzigapofisial (tpol) levemente curva que limita dorsalmente a dos pequeñas fosas subcirculares y poco profundas dispuestas a cada lado del plano sagital.

La espina neural presenta una profunda fosa longitudinal que la recorre desde su base hasta su extremo distal. La forma, circular en la base y alargada dorsalmente, recuerda el aspecto de una “pera”. Aunque indivisa visualmente, esta fosa presenta una incipiente lámina postespinal (posl) a modo de engrosamiento sagital que la divide virtualmente. Las láminas espinopostzigapofisiales son muy robustas y bordean lateralmente la espina neural describiendo un recorrido en “S”. El sector distal de la espina se encuentra profusamente recorrido por surcos longitudinales que radian desde el tope de la misma hacia las postzigapófisis.

### *Costillas cervicales*

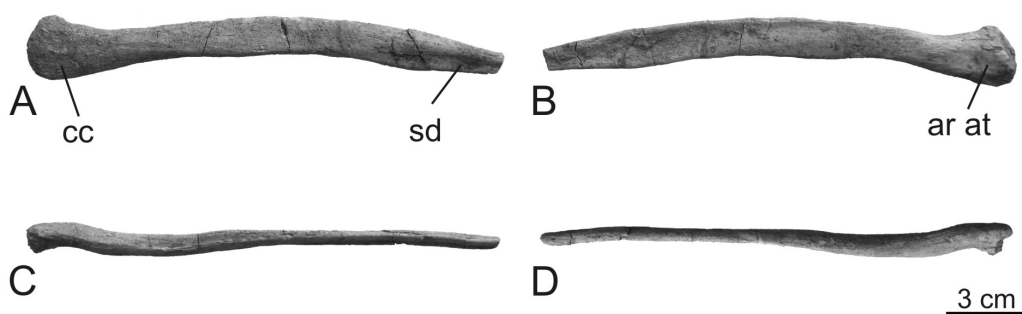
Se hallaron varios restos de costillas cervicales, todos aislados, los cuales incluyen una costilla del atlas, una costilla cervical medio-posterior casi completa, un fragmento anterior que incluye el capitulo y tubérculo de una costilla cervical posterior, y varios segmentos de costilla de ubicación incierta.

### *Costilla del atlas*

Se ha conservado la costilla izquierda del atlas. Es un elemento alargado y comprimido lateralmente. La forma general es casi recta, algo sigmoidea, tanto en sus vistas lateral como dorsal. Su longitud es de 17,5 cm, su alto de 1,5 cm y su ancho de 4 mm. El extremo articular monocípito es subcircular en vista lateral. Hacia el extremo distal, la costilla se ahúsa, probablemente culminando en punta (el extremo más terminal no se preservó) como ocurre en *Diplodocus*. Sobre la cara lateral se observa un surco distal hacia el margen ventral.

Medialmente, se distingue la zona de articulación con el atlas en el extremo proximal. La superficie que abarca la mitad distal de la costilla es cóncava, donde probablemente se apoya la superficie lateral de la costilla del axis, como sucede en *Diplodocus* (Holland, 1906, fig. 22).

Ventralmente se observa cómo el elemento se afina hacia el extremo distal conformando un reborde longitudinal.



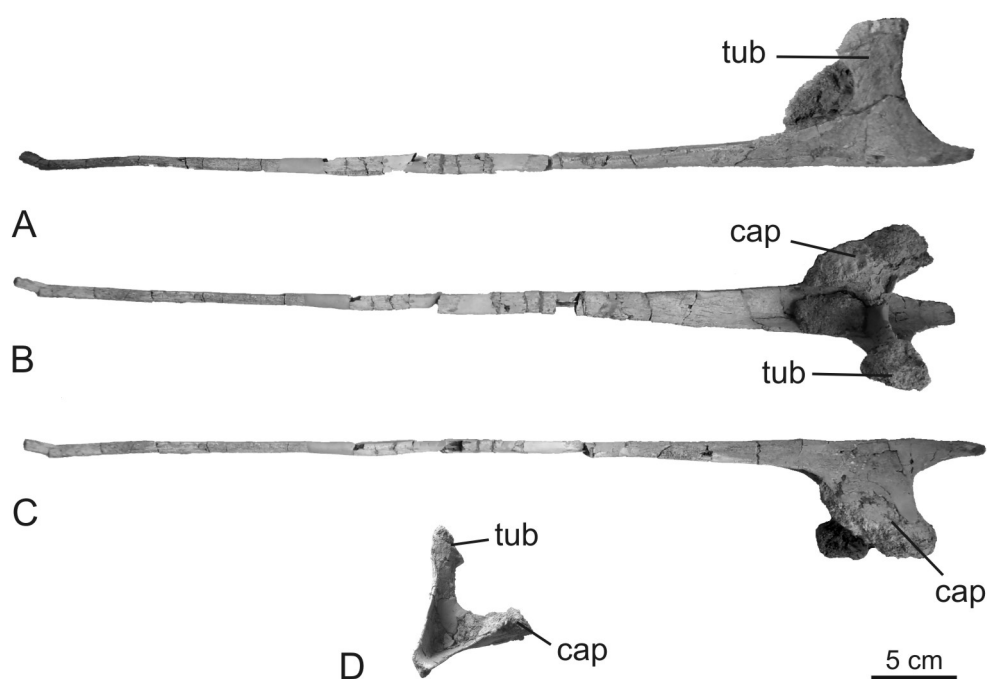
**Figura 29-** Costilla del atlas de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista lateral; **B**, vista medial; **C**, vista dorsal; **D**, vista ventral. **Abreviaturas:** **ar at**, superficie de articulación con el atlas; **cc**, cabeza de la costilla; **sd**, surco distal.

#### *Costilla media-posterior*

Esta costilla, que corresponde al lado derecho, está casi completa exceptuando la porción más terminal de su proyección posterior. Por sus dimensiones y proporciones correspondería a una costilla media-posterior. Como en todas las costillas cervicales preservadas en otros titanosaurios, ésta presenta una proyección anterior corta y una posterior alargada en su centro, y dos cabezas



costales las cuales articulan con su correspondiente vértebra cervical. La proyección anterior mide 5 cm. Aunque incompleta, puede estimarse que no sobrepasaría anteriormente en longitud a la cervical con la que articulaba, como se observa en la serie A de Peirópolis, *Trigonosaurus* y *Maxakalisaurus* (Kellner *et al.*, 2006). En todo su desarrollo, se mantiene constante su morfología de media caña. Por su parte, la proyección posterior se extiende hasta alcanzar un largo de 50 cm aproximadamente, abarcando probablemente el largo de dos centros vertebrales sucesivos.



**Figura 30-** Costilla cervical media-posterior de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista lateral; **B**, vista dorsal; **C**, vista medial; **D**, vista anterior. **Abreviaturas:** **cap**, capítulo; **tub**, tubérculo.

En su base y hasta los primeros 10 cm posee una estructura de media caña, que va transformando su forma hasta mostrar una sección lateralmente comprimida, en forma de “gota”. Ambas cabezas costales, el tubérculo y el capítulo, se han preservado en su totalidad, evidenciando sus superficies de articulación con la diapófisis y la parapófisis respectivamente. El tubérculo es un proceso largo y relativamente angosto, el cual se ensancha en su parte articular hasta alcanzar los 4 cm. A 90° de éste se proyecta el capítulo, el cual posee una morfología distinta,

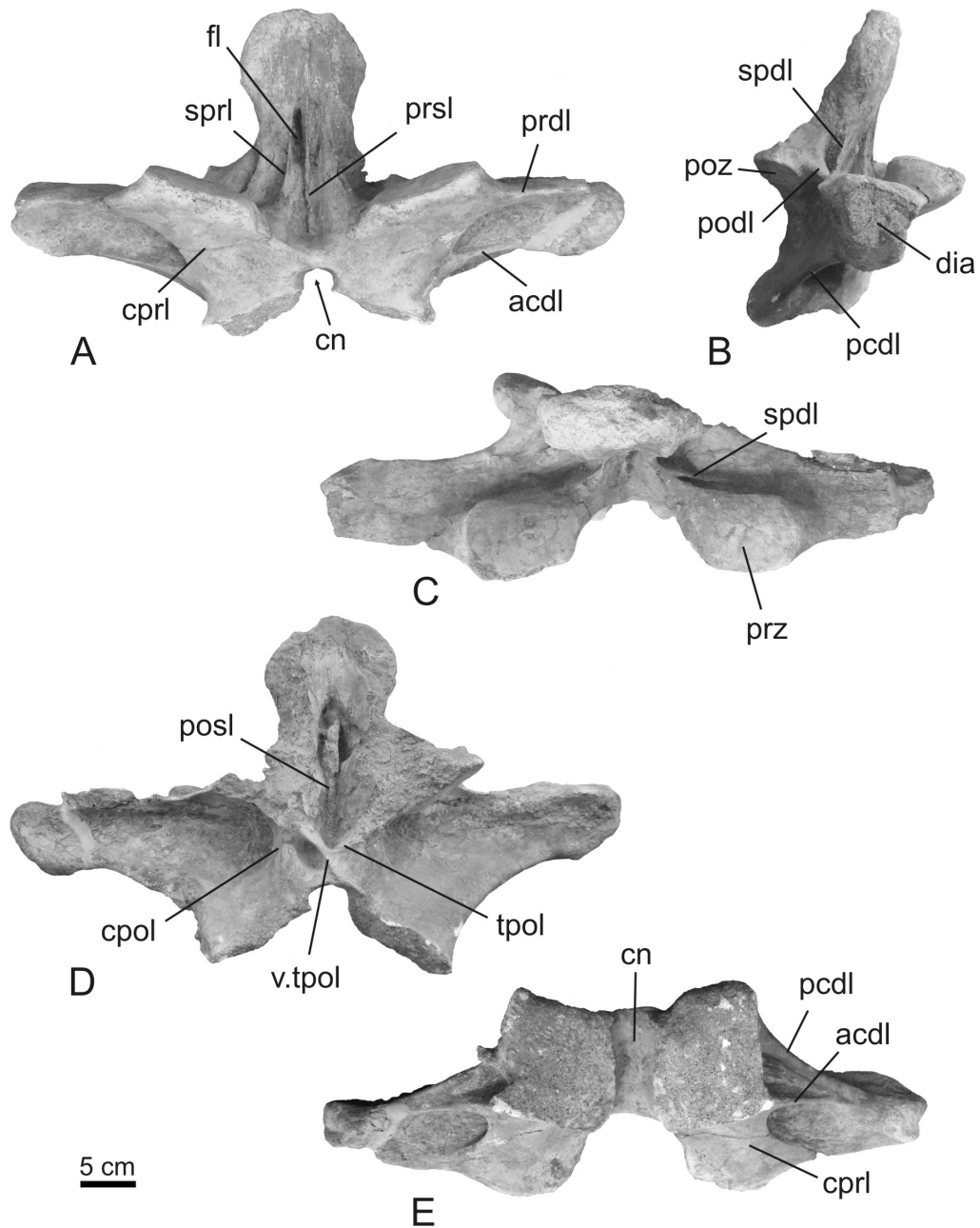
siendo un proceso corto y ensanchado antero-posteriormente. La superficie articular con la parapófisis, la cual mide 8 cm, se orienta oblicuamente hacia afuera y atrás. Entre las cabezas costales se dispone una lámina de 1 cm de grosor la cual refuerza las bases de ambas estructuras uniéndolas entre sí y con el centro de la costilla.

## **Vértebras dorsales y costillas**

### *Arco neural anterior 1*

Un arco neural anterior casi completo correspondería a la dorsal 1, en comparación con las series dorsales completas de Brasil (Serie "A" y *Trigonosaurus*) y un ejemplar de Rincón de los Sauces aún sin publicar (MAU-Pv-CO-439), además de articular perfectamente con la cervical posterior previamente descrita. Nuevamente, como sucede con el arco cervical anterior, las superficies de articulación con el centro vertebral muestran el patrón rugoso característico de un ejemplar juvenil. El arco es más ancho (66 cm) que alto (36 cm). A grandes rasgos, el arco posee unos pilares bajos a los lados del canal neural, una espina relativamente alta, ensanchada lateralmente en su parte distal y largas diapófisis orientadas horizontalmente.

En vista anterior se observan los pilares neurales, bien robustos, con sus caras de articulación (para el centro vertebral) orientadas en forma oblicua lateromedialmente. Entre los pilares se ubica el canal neural de contorno subcircular deprimido. Las prezigapófisis, de contorno cuadrangular, están orientadas a unos 20° con respecto al plano horizontal. Se comunican con el centro vertebral por medio de las láminas centroprezigapofisiales (cpri), las cuales se ubican por debajo y lateralmente a las prezigapófisis. Las láminas prezigodiapofisiales (prdi) están bien desarrolladas y se dirigen hacia las diapófisis en un plano horizontal. Hacia la espina, las láminas espinoprezigapofisiales (spri) muestran una marcada asimetría; la izquierda es más robusta y de desarrollo recto, mientras que la derecha es más laminar y describe un plano helicoidal al recorrer el largo de la espina neural.



**Figura 31-** Dorsal 1 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista dorsal; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **acdl**, lámina centrodiapofisial anterior; **cn**, canal neural; **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **cprl**, lámina centroprezigapofisial; **dia**, diapófisis; **fl**, fosa longitudinal; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **podl**, lámina postzigodiapofisial; **posl**, lámina postespinal; **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prsl**, lámina prespinal; **spdl**, lámina espinodiapofisial; **sprl**, lámina espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **v.tpol**, lámina intrapostzigapofisial vertical.

Las diapófisis son robustas y se encuentran proyectadas lateralmente. Las láminas centrodiapofisiales pueden verse en esta vista, aunque su mayor desarrollo tiene lugar sobre el aspecto lateral de la vértebra. La espina neural, por su parte, se proyecta dorsalmente sobre los pilares del arco hasta alcanzar unos 24 cm. Su extremo distal se encuentra ensanchado, describiendo un contorno subromboidal, en menor desarrollo que los observado en la última cervical. La lámina prespinal está bien desarrollada desde la base hasta prácticamente el tope de la espina. Cabe destacar que a los lados de dicha lámina, y a una altura media, se observan dos fosas longitudinales bien profundas. Estas fosas no han sido descritas en otras formas ni notadas en las comparaciones realizadas, por lo que aquí se proponen como autapomorfía de la especie, junto con la presencia de pilares neurales robustos y diagonales, y el borde engrosado de la espina neural, ya propuestos como autapomorfías por Apesteguía (2004).

En vista lateral se observa que la espina neural se halla inclinada hacia adelante. Las prezigapófisis se ubican por sobre el nivel de las diapófisis. Estas últimas se conectan con las postzigapófisis por medio de láminas postzigodiapofisiales (podl) horizontales. Hacia el centro vertebral se desarrollan las láminas centrodiapofisiales anterior y posterior, unidas en su extremo diapofisial. La marcada asimetría mencionada anteriormente en el desarrollo de las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) se incrementa con la presencia de una lámina espinodiapofisial (spdl) bien marcada del lado derecho pero con un desarrollo restringido a la base de la espina y anteriormente del lado izquierdo.

En vista posterior se observan dos fosas triangulares de diferente desarrollo por debajo de las postzigapófisis, tal como se observa en *Mendozasaurus* y en *Rapetosaurus*. Limitando a dichas fosas lateralmente se encuentran las láminas centropostzigapofisiales (cpol) las cuales son robustas y evidentes sólo en su parte postzigapofisial. Medialmente, estas fosas están separadas por la lámina intrapostzigapofisial vertical (v.tpol) y, dorsalmente, son limitadas por una lámina intrapostzigapofisial (tpol) en forma de “V”. La espina neural se encuentra dañada superficialmente, sobre todo del lado izquierdo, pero evidencia una lámina

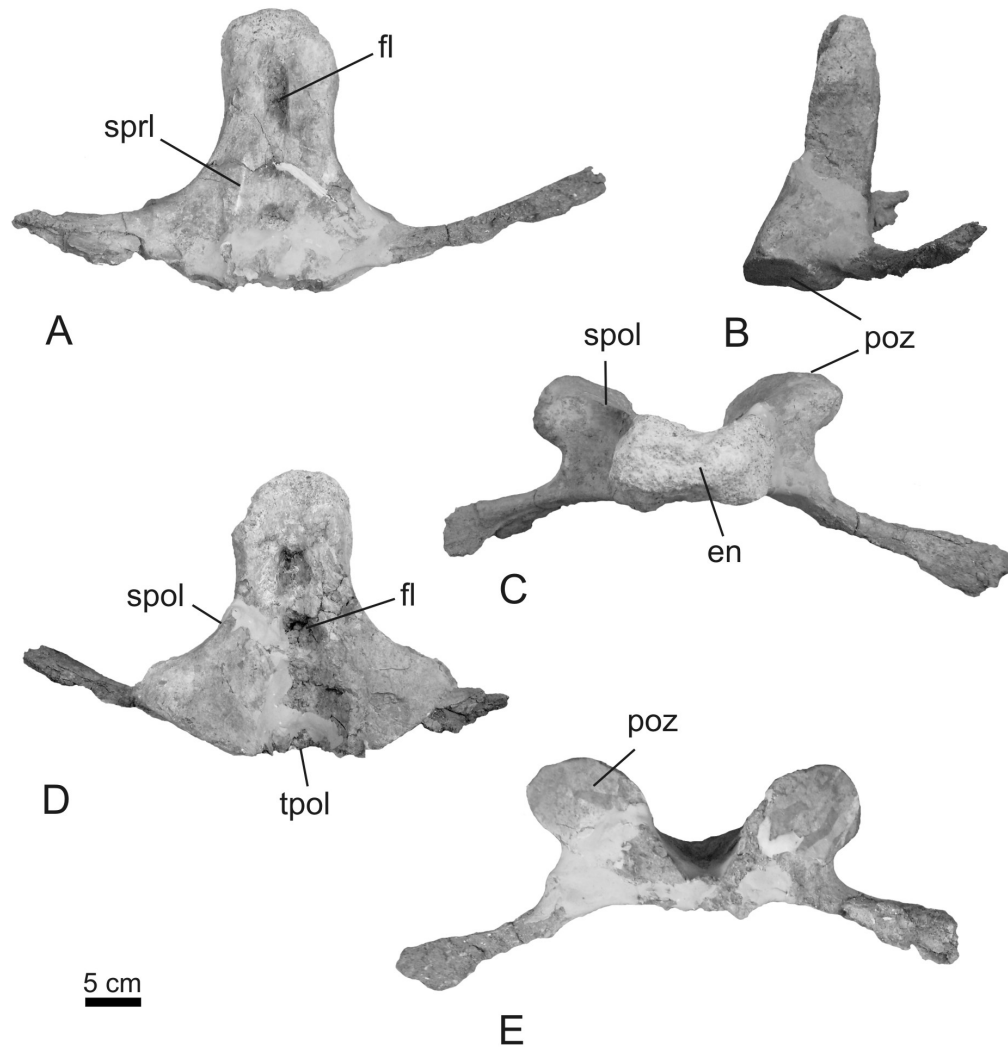
postespinal (posl) bien robusta. A los lados de ésta se observan dos fosas longitudinales bien marcadas que se ensanchan en su base, como sucede en la cervical posterior previamente descrita, pero esta vez separadas por una bien marcada lámina postespinal.

#### *Arco neural anterior 2*

Un fragmento del arco neural de la dorsal 2 se ha recuperado. Éste comprende la totalidad de la espina neural, ambas postzigapófisis y dos proyecciones laterales que corresponden a parte de las diapófisis. Se presume su ubicación como la dorsal 2 por sus dimensiones, comparando con la dorsal 1 ya descrita y la dorsal 3 que se describirá más adelante.

En vista anterior puede observarse que las proyecciones laterales correspondientes a las diapófisis se encuentran levemente orientadas hacia arriba, sobrepasando la condición horizontal del arco neural previamente descrito. La espina neural es ancha en su base, afinándose levemente hacia su extremo. La expansión lateral, bien evidente en los elementos más anteriores, no se evidencia aquí. En el mismo sentido, el límite dorsal de la espina es levemente recto, perdiendo la forma circular presente en las vértebras anteriores. Las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) están pobremente marcadas a los lados de una lámina prespinal (prsl) muy tenue, desdibujada invasivamente por profundas fosas longitudinales que recorren toda la espina sobre su eje de simetría. Las fosas más próximas al tope son las más profundas.

En vista lateral, y orientando a las postzigapófisis en posición de articulación, puede determinarse que la espina neural se dirige bien hacia delante a unos 60° de la horizontal. Es a partir de esta vértebra que la espina neural cambia su dirección, inclinándose hacia atrás en las vértebras sucesivas (ver “Comentarios y discusión...” más abajo). La espina, en esta vista, se manifiesta con una superficie ancha y plana sin mostrar evidencias de láminas espinales.



**Figura 32-** Dorsal 2 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista dorsal; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **en**, espina neural; **fl**, fosa longitudinal; **poz**, postzigapófisis; **spol**, lámina espinopostzigapofisial; **sprl**, lámina espinoprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial.

En vista posterior se observan las postzigapófisis, de sección ovoidal, orientadas a unos 40° de la horizontal. Si bien la preservación de las mismas es completa, no se advierte el desarrollo de la lámina intrapostzigapofisial (tpol) entre ellas. Por otro lado, el desarrollo dorsal de las láminas postzigapofisiales se manifiesta en las bien preservadas láminas espinopostzigapofisiales (spol), que se desprenden del margen lateral de las postzigapófisis y llegan, curvadas

medialmente, hacia el borde dorsal de la espina neural. Es de resaltar la ausencia de una lámina postespinal (posl) en este arco, teniendo en cuenta que dicha lámina presenta un desarrollo muy marcado en los elementos anteriores y posteriores al mismo. En su lugar, en la zona media de la espina se ubican varias fosas medianamente profundas y alineadas longitudinalmente.

### *Dorsal anterior 3*

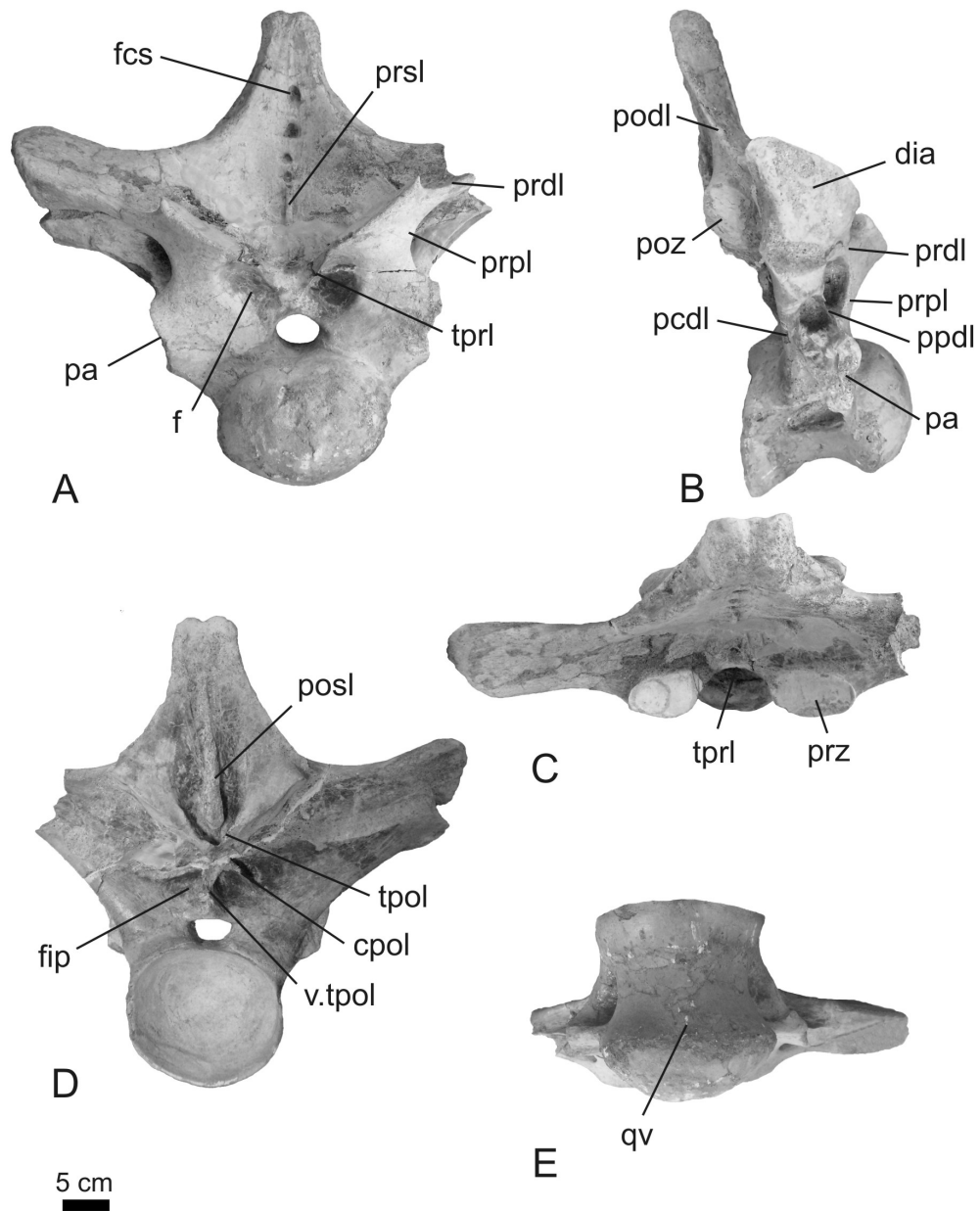
Una vértebra dorsal anterior, la número 3, se ha preservado. Presenta un centro vertebral bajo y corto, y un arco alto y expandido transversalmente. El centro es fuertemente opistocélico y está deprimido dorsoventralmente. La cara articular anterior es de menor tamaño que la cara posterior. Sobre sus caras laterales se dispone un pleurocelo profundo en forma de “ojo” acuminado hacia atrás, como en otros titanosaurios (carácter 20, Salgado *et al.*, 1997). La cara ventral del centro es cóncava y presenta una leve quilla longitudinal.

En vista anterior se observan los altos pilares del arco neural, parcialmente fusionados al centro vertebral, a los lados del canal neural, que es de perímetro subcircular. Sobre el aspecto lateral de estos pilares se disponen las parapófisis, alargadas y comprimidas lateralmente. Por debajo de las prezigapófisis, medialmente, se ubican dos fosas infraprezigapofisiales pero, tal como ocurre en todo el clado Eutitanosauria, no hay evidencia de estructuras de fosa para articulaciones accesorias (hipantro). Por su parte las prezigapófisis, de sección elipsoidal, se orientan a 40° del plano horizontal, proyectándose levemente hacia adelante. Se conectan con las parapófisis mediante las láminas prezigoparapofisiales (prpl) bien desarrolladas sobre el borde lateral. Entre ambas prezigapófisis se observa la lámina intraprezigapofisial (tpri) formando una “V”, la cual se desdibuja hacia el vértice. Hacia las diapófisis se desarrollan las láminas prezigodiapofisiales (prdi), orientadas a 30° de la horizontal. Como sucede también en la mayoría de las dorsales de los titanosaurios, no se observan en *Bonitasaura* láminas espinoprezigapofisiales (spri). Las diapófisis son robustas y amplias dorsoventralmente, proyectándose oblicuas hacia los laterales y arriba. El ancho

máximo de la vértebra no puede medirse debido a la falta de la diapófisis izquierda, pero puede estimarse en 57 cm. La espina neural es ancha y laminar en su base, y se ahúsa hacia el tope, que es incipientemente bilobado. La lámina prespinal (prsl), aunque bien desarrollada desde la base de la espina, se interrumpe a mitad de su recorrido por una sucesión de fosas circulares alineadas verticalmente, las cuales van incrementando su tamaño hacia la punta de la espina. Estas fosas representan una característica autapomórfica de *Bonitasaura*.

En vista lateral se observa que el arco neural se apoya sobre el centro vertebral justo en la mitad de su largo. La espina neural se inclina levemente hacia atrás, presentándose como la primera vértebra con un cambio de orientación de las espinas en la serie dorsal (ver “Comentarios y discusión...” más abajo). Por debajo de las diapófisis se observan dos fosas triangulares y profundas, una por sobre la otra. La fosa superior está dorsalmente delimitada por láminas prezigodiapofisiales (prdl) bien robustas, y lateralmente por las láminas prezigoparapofisiales (prpl), también robustas, y por las láminas paradiapofisiales (ppdl). Estas últimas se desarrollan como una fina lámina de 2 mm de espesor, a diferencia de lo que se observa en *Mendozasaurus* donde se encuentran engrosadas. La fosa inferior limita anteriormente con las láminas paradiapofisiales (ppdl) y las parapófisis. Posteriormente limita con unas láminas centrodiapofisiales posteriores (pcdl) bien conspicuas de orientación casi vertical. Se evidencian unas tenues láminas que se dirigen desde estas últimas hacia las parapófisis, con un disímil desarrollo entre ambos lados de la vértebra. Las láminas que se desarrollan sobre el aspecto lateral de la espina neural muestran diferencias entre ambos lados vertebrales. Sobre el lado derecho, una lámina aquí considerada como postzigodiapofisial (podl) se desarrolla desde la diapófisis hacia un punto medio entre las postzigapófisis y el tope de la espina. Representa una lámina postzigodiapofisial (podl) que se ha desconectado de las postzigapófisis (ver “Comentarios y discusión...” más abajo).





**Figura 33-** Dorsal 3 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista dorsal; **D**, vista posterior; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **dia**, diapófisis; **f**, fosa; **fcs**, fosa circular seriada; **fip**, fosa infrapostzigapofisial; **pa**, parapófisis; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **podl**, lámina postzigodiapofisial; **posl**, lámina postespinal, **poz**, postzigapófisis; **ppdl**, lámina paradiapofisial; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prpl**, lámina prezigoparapofisial; **prsl**, lámina prespinal; **prz**, prezigapófisis; **qv**, quilla ventral; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **v.tpol**, lámina intrapostzigapofisial vertical; **tpri**, lámina intraprezigapofisial.

En vista posterior se observa la cara articular del centro, fuertemente cóncava, levemente deprimida y de contorno subcuadrangular. El canal neural está deprimido dorsoventralmente, con su parte dorsal casi plana. Las postzigapófisis presentan una superficie ovoidal y alargada. Se ubican altas sobre el arco neural y se orientan a unos 40° del plano horizontal. Entre ellas se ubica la lámina intrapostzigapofisial (tpol), en forma de “V” como se evidencia en *Mendozasaurus*, donde muestra una ubicación y desarrollo similares. Por debajo de dicha lámina se observa un complejo de tres láminas muy finas que irradian del vértice de la “V” hacia el centro vertebral. La lámina central corresponde a la intrapostzigapofisial vertical (v.tpol) (ver “Comentarios y discusión...” más abajo) y las laterales a las láminas centropostzigapofisiales (cpol). Un arreglo laminar similar se observa en *Mendozasaurus*, donde circunscribe a un número de fosas infrapostzigapofisiales. Sobre la espina neural, la lámina postespinal (posl) se desarrolla desde el tope de la espina hasta la base, donde se engrosa notablemente. A los lados de dicha lámina se observan algunas fosas poco profundas alineadas.

#### *Dorsal posterior 6?*

Se ha preservado una vértebra dorsal posterior casi completa, cuya posición en la serie dorsal se ubicaría en el número 6 aproximadamente. No se han preservado las expansiones laterales (diapófisis) ni anteriores (prezigapófisis) de la vértebra. El centro vertebral es relativamente alto y largo, con caras articulares que evidencian su condición opistocélica. Las caras laterales y ventral son fuertemente cóncavas. Sobre las primeras se disponen los pleurocelos, únicos y de forma ovoide, justo por debajo del límite entre el centro vertebral y el arco neural, y a mitad de su longitud. El arco neural se encuentra parcialmente fusionado al centro. En el límite entre ambas estructuras se advierte una sutura longitudinal, manifestada como un reborde positivo.

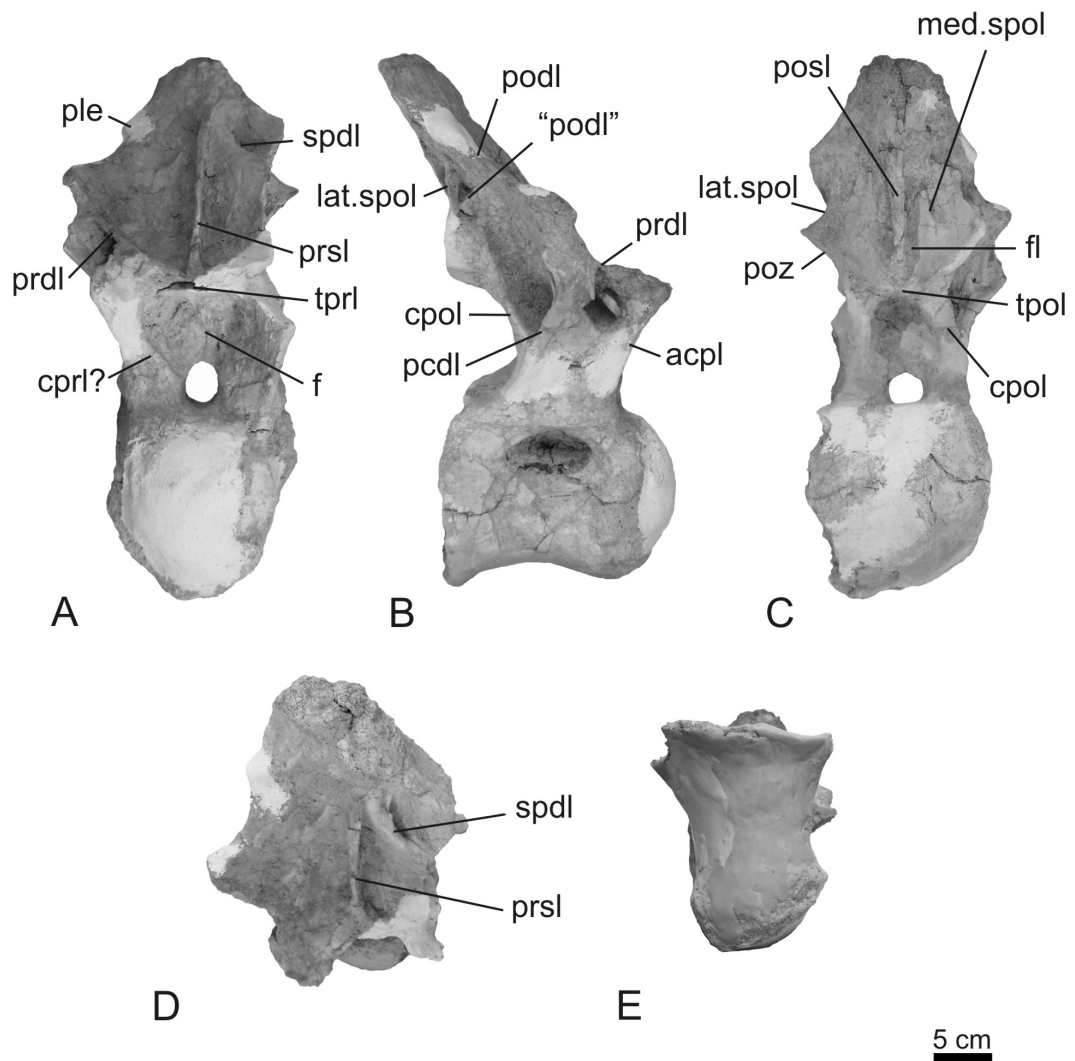
En vista anterior se observa que el arco neural es alto, tanto en los pilares que conforman su base como en su espina neural. Ambos pilares bordean lateralmente al canal neural, que es subcircular y comprimido lateralmente, y a una

profunda fosa infraprezigapofisial. Las prezigapófisis no se preservaron, aunque algunas láminas relacionadas a las mismas pueden observarse en esta vista. Por ejemplo, delimitando dorsalmente la fosa infraprezigapofisial, se desarrolla una lámina intraprezigapofisial (tpri), bien conspicua y en posición horizontal, como sucede en *Epachthosaurus* y en *Rapetosaurus*. A mitad del recorrido de esta lámina nace una pequeña lámina vertical hacia el canal neural. No hay evidencia de articulaciones accesorias como un hipantro. La lámina prezigodiapofisial (prdi) derecha, parcialmente preservada, se orienta oblicuamente desde la zona prezigapofisial hacia la diapofisial. Las láminas centroprezigapofisiales (cpri) no parecen desarrollarse, aunque del lado derecho existe un pequeño engrosamiento anterior sobre el pilar del arco neural en la posición donde estas láminas se ubicarían. La espina neural es ancha y laminar en su base, y se va angostando y robusteciendo hacia el tope. Engrosando la parte terminal de la espina se observan dos proyecciones laterales laminares como ocurre en *Epachthosaurus*. La lámina prespinal (prsl) está bien desarrollada desde la base de la espina y se proyecta casi 4,5 cm de la superficie anterior de la espina, dividiéndola en dos zonas triangulares profundas. Si bien las láminas espinodiapofisiales (spdi) contribuyen al aspecto lateral de la espina neural, la spdi del lado izquierdo se desarrolla en esta vértebra en la parte más distal de la cara anterior de la espina.

En vista lateral se observan los pilares del arco neural apoyados sobre el centro vertebral, justo en el medio de la longitud de este último. La espina neural se encuentra bien inclinada hacia atrás. Las parapófisis se ubican altas sobre el arco neural, casi a la altura de las diapófisis. La mala preservación de esta parte de la vértebra dificulta el reconocimiento de características propias de estos elementos, pero pueden observarse láminas que los relacionan con otros sectores. Por debajo de las parapófisis, por ejemplo, se encuentran las láminas centroparapofisiales anteriores (acpi), que conformando el borde anterior de la base del arco neural. Por detrás de las parapófisis y por debajo de la lámina prezigodiapofisial (prdi) se observa una fosa muy profunda con un vértice acuminado hacia abajo, semejante a lo que ocurre en otros titanosaurios como *Andesaurus*, cf. *Argyrosaurus* (MACN CH

217) y *Trigonosaurus*. Por detrás de las diapófisis se desarrolla una segunda fosa, profunda y elongada dorsoventralmente. La misma se halla delimitada dorsalmente por la lámina postzigodiapofisial (podl), que ha migrado hacia la espina, y ventralmente por las láminas centrodiapofisial posterior (pcdl) y centropostzigapofisial (cpol). Conectando las postzigapófisis con la espina neural se observa la lámina espinopostzigapofisial lateral (lat. spol), con una orientación vertical. Existe una pequeña lámina accesoria por debajo de la lámina lat. spol conectando la postzigapófisis con la lámina postzigapofisial (podl), que aquí se reconoce como “podl” (ver “Comentarios y discusión...” más abajo).

En vista posterior puede advertirse que la cara articular del centro vertebral posee un contorno subcuadrangular con su borde dorsal prácticamente recto. Sobre este borde se apoya el canal neural de contorno circular. El techo del canal neural se expresa con un vértice orientado hacia arriba a modo de “dos aguas”. Por encima del canal neural se desarrolla una fosa triangular, única y profunda, limitada lateralmente por las láminas centropostzigapofisiales (cpol) y dorsalmente por una débil lámina intrapostzigapofisial (tpol). No se evidencia la lámina intrapostzigapofisial vertical (v.tpol), aunque un reborde vertical tenue se observa en su lugar. Las postzigapófisis, elongadas, se disponen oblicuas en un ángulo aproximado de 45° con respecto a la horizontal. Las láminas centropostzigapofisiales (cpol) son láminas anchas y simples en su base, pero se bifurcan tenuemente hacia las postzigapófisis por lo que puede advertirse tanto un desarrollo medial como uno lateral (*i.e.* mcpol y cpol, ver Apesteguía, 2005). Sobre la espina neural se observan las láminas espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) conectando las postzigapófisis con la espina desde el margen lateral y en forma curvada medialmente. Las láminas espinopostzigapofisiales medias (med. spol) se desarrollan de forma asimétrica; con un desarrollo mayor y mucho más evidente del lado derecho. La lámina postespinal (posl) se encuentra bien desarrollada desde la base de la espina. A los lados de esta lámina se ubican dos fosas longitudinales profundas. Por último, en esta vista, pueden apreciarse las expansiones laterales de la espina neural en su parte más distal.

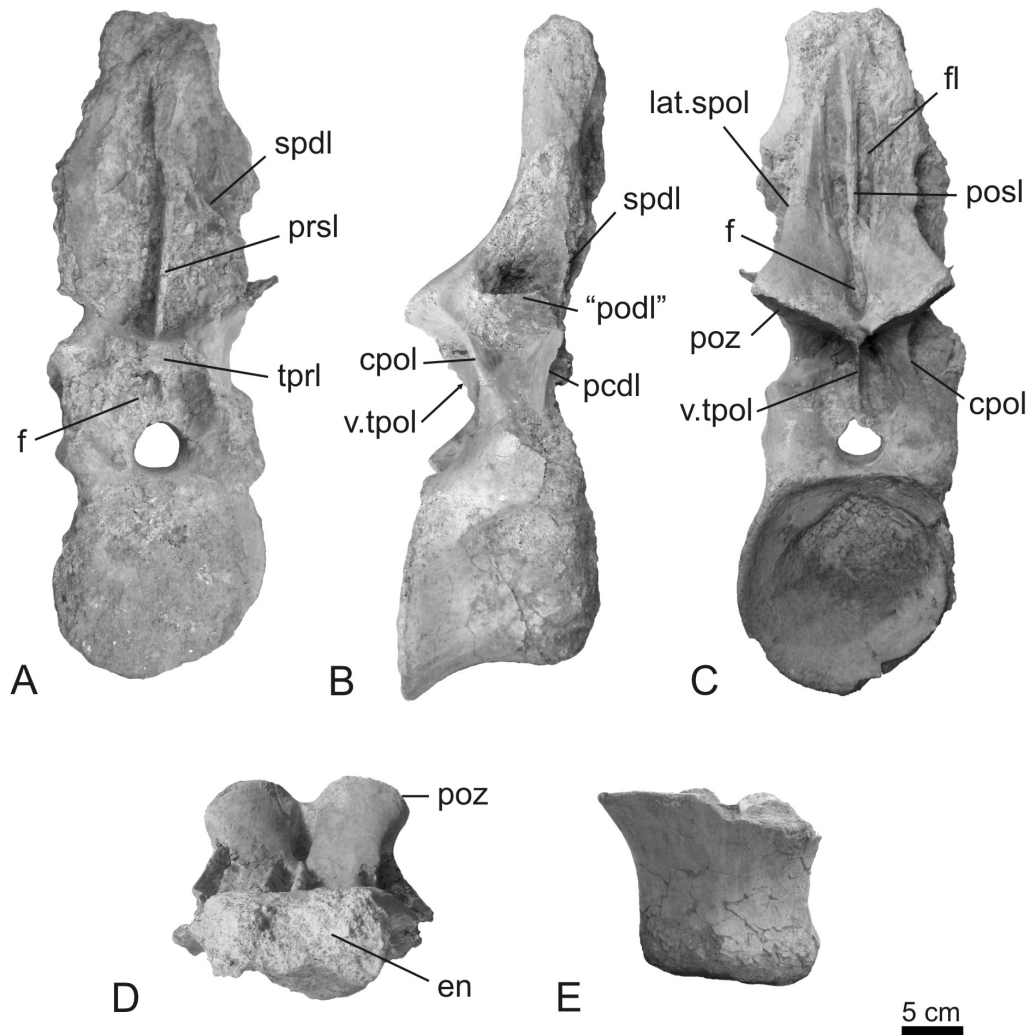


**Figura 34-** Dorsal 6? de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista dorsal; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **acpl**, lámina centroparapofisial anterior; **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **cpri**, lámina centroprezigapofisial; **f**, fosa; **fl**, fosa longitudinal; **lat.spol**, lámina espinopostzigapofisial lateral; **med.spol**, lámina espinopostzigapofisial medial; **pcpl**, lámina centrodiapofisial posterior; **ple**, proyección lateral espinal; **podl**, lámina postzigodiapofisial; **"podl"**, lámina "postzigodiapofisial"; **posl**, lámina postespinal, **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prsl**, lámina prespinal; **spd**, lámina espinodiapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **tpri**, lámina intraprezigapofisial.

*Dorsal posterior 10?*

Esta vértebra se ubicaría en posición inmediatamente posterior a la descrita anteriormente, o dos vértebras atrás. Como en la dorsal previa, no se han preservado las expansiones laterales, es decir las diapófisis, así como gran parte del aspecto anterior, incluyendo a las prezigapófisis. Posee un centro alto y corto por sobre el cual se dispone un arco neural  $2\frac{1}{2}$  más alto que el mismo. La cara articular anterior está mal preservada y no puede evaluarse su convexidad. La cara posterior, en cambio, muestra una superficie cóncava que concuerda con la condición opistocélica del centro. Bien arriba sobre las caras laterales se ubican los pleurocelos ovoidales de márgenes acuminados. Sobre estos se observa una sutura positiva longitudinal marcando el límite entre el centro y el arco neural y evidenciando su bajo grado de fusión.

En vista anterior se observan los altos pilares del arco neural que apoyan sobre el centro, proyectando sus bases hacia afuera. El canal neural es circular y sobre él nace una lámina vertical muy fina que se conecta perpendicularmente con la lámina intraprezigapofiseal (tpri). Esta lámina medial se encuentra ubicada en una amplia fosa infraprezigapofisial como ocurría en la vértebra dorsal anteriormente descrita. Debido a la mala preservación, la lámina intraprezigapofisial (tpri) está brevemente representada pero se evidencia como una lámina horizontal robusta. La espina neural es alta y lateralmente amplia sobre todo en su base. Hacia su extremo distal se va robusteciendo anteroposteriormente en forma notoria. Presenta una lámina prespinal (prsl) bien desarrollada en la base de la espina pero que pierde importancia hacia el tope de la misma. Las láminas espinodiapofisiales (spdi) están pobremente desarrolladas, en especial del lado derecho. Como ocurriera en la dorsal previa, resulta difícil precisar la presencia de procesos aliformes, pero sí es evidente la forma truncada del borde dorsal de la espina, como ocurre en el resto de las dorsales medias a posteriores.



**Figura 35-** Dorsal 10? de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista dorsal; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **cpol**, lámina centropostzigapofisial; **en**, espina neural; **f**, fosa; **fl**, fosa longitudinal; **lat.spol**, lámina espinopostzigapofisial lateral; **pcdl**, lámina centrodiapofisial posterior; **“podl”**, lámina “postzigodiapofisial”; **posl**, lámina postespinal, **poz**, postzigapófisis; **prsl**, lámina prespinal; **spdli**, lámina espinodiapofisial; **tpri**, lámina intraprezigapofisial; **v.tpol**, lámina intrapostzigapofisial vertical.

En vista lateral puede observarse la posición del arco neural sobre la mitad de la longitud del centro vertebral. La espina neural toma una posición vertical con respecto al eje, haciendo más evidente el cambio de orientación de la espina neural a lo largo de la serie dorsal (ver “Comentarios y discusión...” más abajo). Los pilares

presentan una extensión dorsal bien marcada de altura similar a la del centro. Aunque ni las diapófisis ni las parapófisis se han preservado, el desarrollo de algunas láminas que las relacionaban con diferentes puntos del arco neural y la presencia de las postzigapófisis, permiten reconocer en gran medida el aspecto lateral general. Dos fosas triangulares pueden delimitarse en esta vista, una por debajo y otra por encima del nivel de las postzigapófisis, separadas mediante una lámina horizontal bien conspicua. La fosa inferior está limitada anteriormente por la lámina centrodiapofisial posterior (pcdl) y posteriormente por la lámina centropostzigapofisial (cpol). En tanto la fosa superior, que abarca más de la mitad inferior de la espina neural, está limitada anteriormente por la lámina espinodiapofisial (spdl). Por debajo de las postzigapófisis se observa el marcado desarrollo lateral de la lámina intrapostzigapofisial vertical (v.tpol).

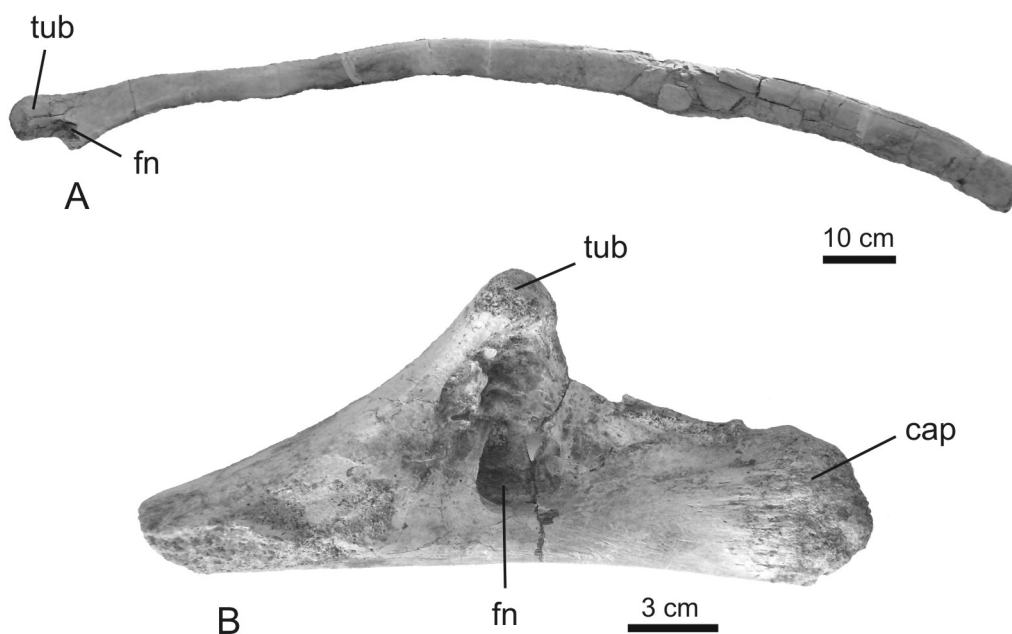
En vista posterior se observa que la cara articular del centro vertebral se halla bien excavada y con un contorno subcircular levemente comprimido lateralmente. Las bases de los pilares del arco neural son altas, y sobre la mitad superior de las mismas se observa un buen desarrollo de las láminas centropostzigapofisiales (cpol). Medialmente y sobre el canal neural se desarrolla una lámina intrapostzigapofisial vertical (v.tpol) muy fina (2 mm) pero bien conspicua. Las postzigapófisis se ubican bien cercanas una de otra y aproximadamente a unos 30° de inclinación con respecto a la horizontal. Sobre la espina neural se ubican las láminas espinopostzigapofisiales laterales (lat. spol) como importantes elementos del aspecto posterior de la espina, orientadas verticalmente desde el tope de la espina y curvándose hacia el borde lateral de las postzigapófisis. Sobre la base de la espina, entre ambas postzigapófisis, se desarrolla una fosa profunda ovoidal. Por sobre ésta nace la lámina postespinal (posl), bien marcada y vertical, recorriendo gran parte de la espina neural. A ambos lados de la misma se observan dos fosas longitudinales de profundidad marcada como ocurre en las vértebras dorsales más anteriores indicando importantes zonas de inserción de tejidos blandos.



*Costillas dorsales*

Los materiales de costillas dorsales incluyen una costilla prácticamente completa y numerosos fragmentos de diferentes tamaños en los que se incluyen algunos extremos proximales. El elemento más completo corresponde a una costilla derecha que mide aproximadamente 1,30 m de longitud. La región proximal está algo dañada, pero puede reconocerse el tubérculo que es corto y con el margen curvo. La sección de la costilla es ovoidal en el sector proximal, y se aplana aumentando su ancho hacia el sector distal. Se advierte una fosa neumática en la base del tubérculo.

En los numerosos fragmentos incompletos se reconoce un extremo proximal de una costilla izquierda que preservó el tubérculo y el capítulo. El tubérculo es corto y se proyecta dorsalmente, en contraposición al capítulo que es mucho mayor en tamaño y se proyecta medialmente. En el sector donde confluyen el tubérculo y el capítulo se observan fosas neumáticas bien profundas, características del clado Titanosauriformes.



**Figura 36-** Costillas dorsales de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista posterior de una costilla dorsal derecha casi completa; **B**, vista posterior de un extremo proximal de una costilla dorsal izquierda. **Abreviaturas:** **cap**, capítulo; **fn**, fosa neumática; **tub**, tubérculo.

## **Vértebras caudales y arcos hemales**

### *Caudales anteriores*

Se han preservado dos caudales anteriores, que corresponderían a las caudales 1? y 3?. La caudal más anterior se encuentra completa, a diferencia de la más posterior, en cuya calidad de preservación muestra signos de retrabajamiento postdiagenético y mantiene líquenes adheridos a su superficie. Además, esta última fue hallada a unos diez metros de la concentración principal fosilífera del resto del material esquelético.

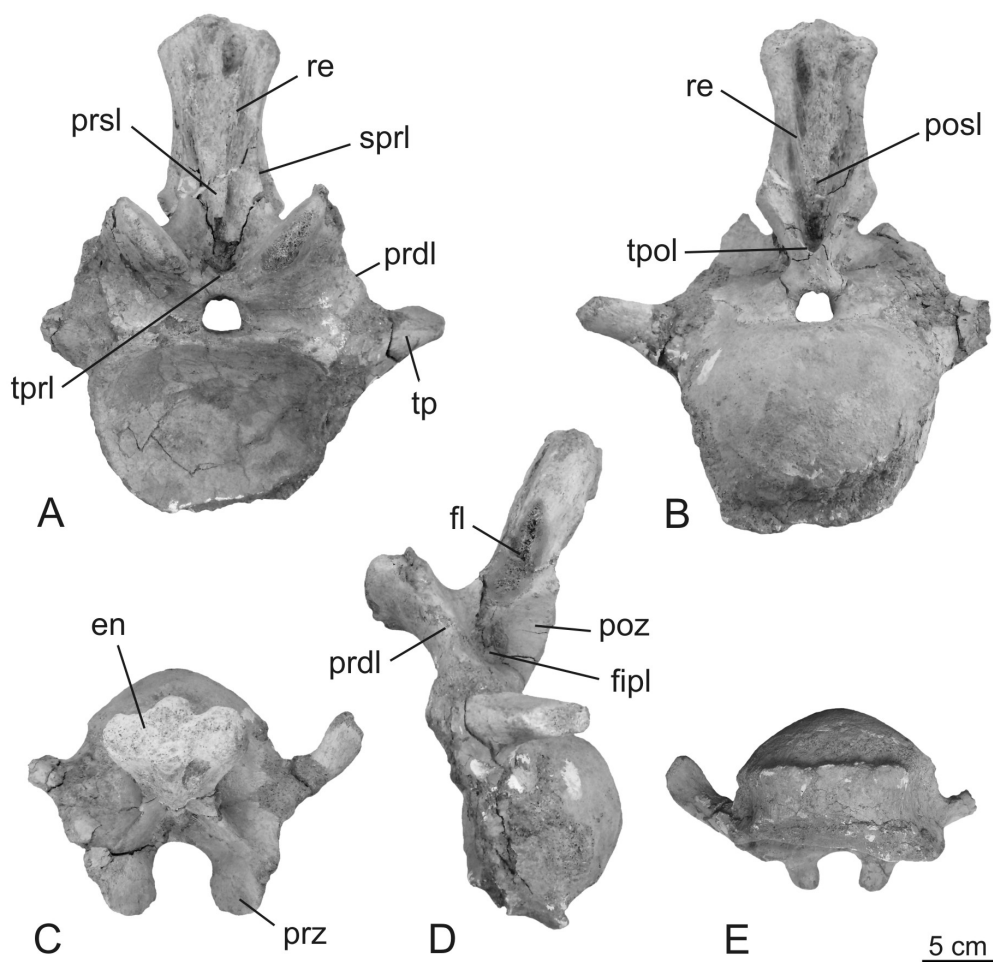
### *Caudal 1?*

La caudal 1? posee un centro vertebral alto, fuertemente procélico, con un arco neural 1 y 1/2 veces el alto del centro. El ancho de la vértebra se incrementa solamente por la extensión lateral de los procesos transversos. Las caras laterales y ventral del centro vertebral muestran una superficie cóncava.

En vista anterior, el centro vertebral posee un perímetro trapezoidal de bases paralelas (la base dorsal más larga que la base ventral) y lados oblicuos. Por sobre el borde dorsal del centro se apoya el canal neural, de contorno subcircular. Hacia los lados de éste se disponen los pilares del arco neural, transversalmente anchos, los cuales presentan una superficie anterior lisa, sin la presencia de láminas asociadas. Las prezigapófisis poseen una superficie ovoide y se orientan aproximadamente a 60° del plano horizontal. Entre ambas prezigapófisis se observa una lámina intraprezigapofisial (tpri) desarrollada tenuemente. Sobre el aspecto lateral y a una altura media entre el arco neural y el centro vertebral se desarrollan los procesos transversos orientados horizontalmente. Estos elementos son proyecciones simples que corresponden a osificaciones independientes de las del centro vertebral y el arco neural (Gallina y Otero, 2009). Esta condición se advierte por la presencia de una zona de sutura ósea marcada entre los procesos transversos y el resto de la vértebra. Desde el borde superior de las prezigapófisis hacia los procesos transversos se observan las lámina prezigodiapofisiales (prdi) curvadas. La

espina neural es alta y angosta en toda su extensión con excepción de la parte terminal en donde se ensancha levemente. Las caras laterales de la espina están flanqueadas anteriormente por láminas que conectan las prezigapófisis con la espina. Aunque la correcta homología de estas láminas puede ser discutida (Gallina y Otero, 2009), aquí se opta por mantener su nombre como láminas espinoprezigapofisiales (sprl). La lámina prespinal (prsl) se desarrolla desde la base de la espina hasta el tope. A lo largo de su recorrido esta lámina se va ensanchando por la presencia de finos rayos que radian desde la base de la espina. La presencia de estos últimos representan una característica autapomórfica de *Bonitasaura*.

En vista lateral se observa que la superficie del centro vertebral no presenta pleurocelos ni otro tipo de excavaciones. El arco neural se apoya sobre el centro en una posición bien anterior, inclusive excediendo el límite anterior del centro vertebral. Justo en el límite entre el centro y el arco neural se ubican los procesos transversos los cuales se dirigen hacia afuera y hacia atrás en donde se comprimen dorsoventralmente. Las láminas prezigodiapofisiales (prdl) se orientan oblicuamente sobre esta vista. Las prezigapófisis están ubicadas muy por delante del borde anterior del centro vertebral, siendo los elementos vertebrales más anteriores de esta vértebra. Las postzigapófisis, de contorno ovoide, se ubican a la misma altura que las prezigapófisis y se apoyan lateralmente sobre la base de la espina neural. Por delante y debajo de las postzigapófisis se ubica una fosa circular como ocurre en *Mendozasaurus*. La espina neural es cuadrangular, manteniendo su ancho desde la base hasta el tope, y está levemente proyectada hacia atrás, sin exceder el límite posterior del centro vertebral. Anteriormente, está limitada por las láminas “espinoprezigapofisiales (sprl)” y, posteriormente, por las láminas espinopostzigapofisiales (spol), que corresponden a la lat. spol. Sobre la cara lateral de la espina se desarrolla una fosa alargada que ocupa más de la mitad de la altura de la espina. Esta fosa también se encuentra en *Mendozasaurus* (*interzigapophyseal fossa*) y en materiales de la colección de Rincón de los Sauces aún sin publicar MAU Pv PH 449.



**Figura 37-** Caudal 1? de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista dorsal; **D**, vista lateral; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **en**, espina neural; **f**, fosa; **fipl**, fosa infrapostzigapofisial lateral; **fl**, fosa longitudinal; **posl**, lámina postespinal, **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prsl**, lámina prespinal; **prz**, prezigapófisis; **re**, rayos espinales; **srpl**, lámina espinoprezigapofisial; **tpri**, lámina intraprezigapofisial; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **tp**, proceso transversal.

En vista posterior se observa la cara fuertemente convexa del centro vertebral de contorno subtrapezoidal y con una leve excavación circular en el centro, como se observa en otros titanosaurios. Por encima del centro se observa el canal neural con un perímetro cuadrangular, y el arco neural apoyado ampliamente sobre todo el ancho dorsal del centro. Sobre los pilares del arco se desarrolla una

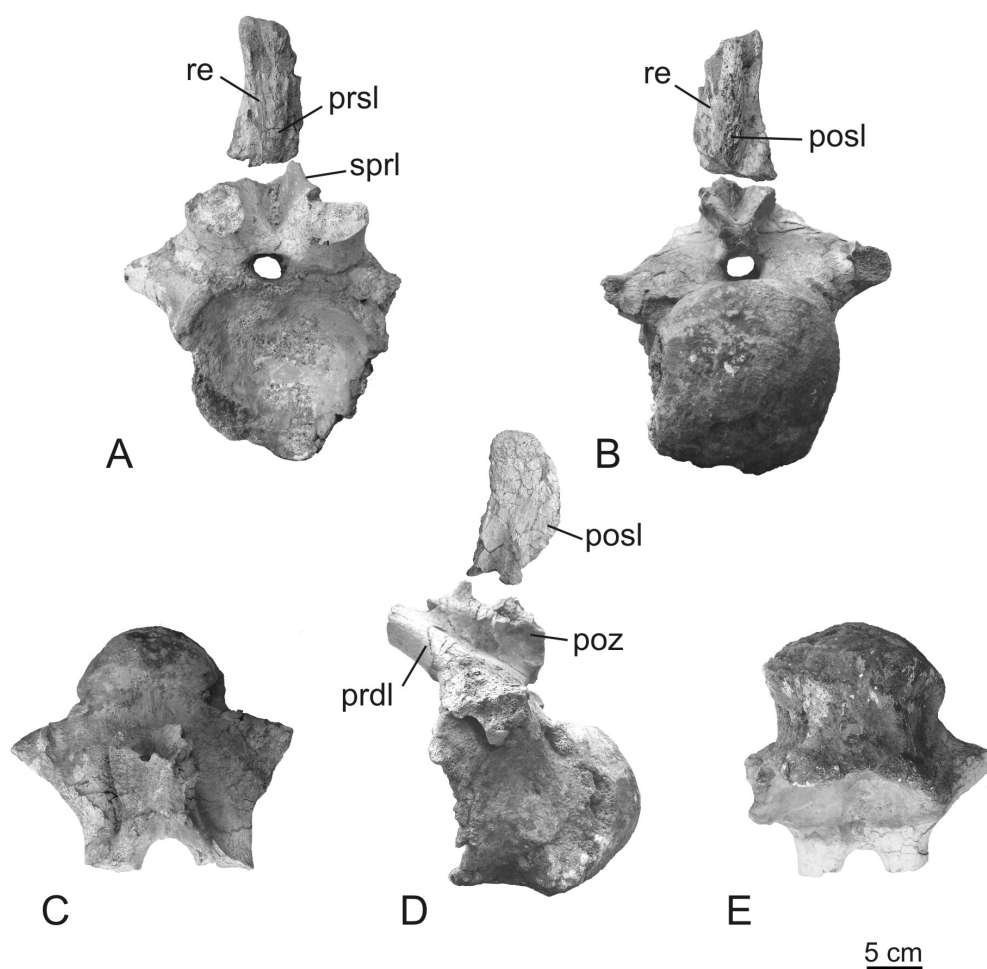
amplia superficie plana que comunica las diapófisis, las prezigapófisis y la base de la espina neural. Las postzigapófisis se orientan a 60° aproximadamente del plano horizontal, sobre la base de la espina. Entre ellas se observa una pequeña lámina intrapostzigapofisial (tpol) en forma de “V” que limita ventralmente una profunda fosa triangular ubicada sobre la base de la espina neural. La lámina postespinal (posl) se desarrolla sobre la superficie de la espina, por encima de la fosa descrita anteriormente, hasta alcanzar el borde dorsal de la misma. A su vez, como ocurre con la lámina prespinal, se distinguen láminas accesorias radiando desde la base de la lámina postespinal que aquí se proponen como característica autapomórfica de la especie.

### *Caudal 3?*

Esta vértebra se encuentra parcialmente incompleta ya que presenta sólo el centro, la base del arco neural y la base de los procesos transversos prácticamente completos. Una espina neural aislada e incompleta, que se corresponde notablemente con este centro vertebral, se describirá aquí como parte de la misma vértebra. Tanto las prezigapófisis como las zonas distales de los procesos transversos no se han preservado. El centro vertebral es alto, fuertemente procélico y con sus caras laterales y ventral cóncavas.

En vista anterior el centro describe un contorno subcircular a cuadrangular. Justo por encima del borde dorsal del centro se ubica el canal neural, deprimido dorsoventralmente, el cual está limitado por los pilares del arco neural, que son transversalmente anchos y bajos. Lateralmente, sobre el contacto entre el centro vertebral y el arco neural, se ubican las bases de los procesos transversos. Las prezigapófisis no están preservadas, aunque sus bases muestran incipientes láminas prezigodiapofisiales (prdl) y espinoprezigapofisiales (sprl). La espina es ancha anteroposteriormente, aunque esto puede deberse a cierta deformación postdiagenética. La lámina prespinal está bien desarrollada y se ensancha hacia el borde dorsal de la espina. Como en la caudal más anterior, finos rayos acompañan

la lámina prespinal radiando desde la base de la espina. El tope de la espina se encuentra dañado.



**Figura 38-** Caudal 3? de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista dorsal; **D**, vista lateral; **E**, vista ventral. **Abreviaturas:** **posl**, lámina postespinal, **poz**, postzigapófisis; **prdl**, lámina prezigodiapofisial; **prsl**, lámina prespinal; **re**, rayos espinales; **spri**, lámina espinoprezigapofisial.

En vista lateral se observa un reborde marcado entre la cara articular anterior y la superficie lateral del centro que se dispone vertical en esta vista. El arco neural se ubica anteriormente sobre el centro vertebral, sobresaliendo más allá de su borde anterior. Si bien los procesos transversos no están completos, puede observarse su orientación preferencial hacia afuera y atrás. Las

postzigapófisis, parcialmente completas y ovoides, se disponen bien bajas sobre la base del arco neural. Como en la vértebra caudal previamente descrita, se advierte una fosa subtriangular por delante de las postzigapófisis y un sector de la fosa lateral sobre la espina neural. La lámina postespinal puede observarse desde esta vista debido a su gran desarrollo.

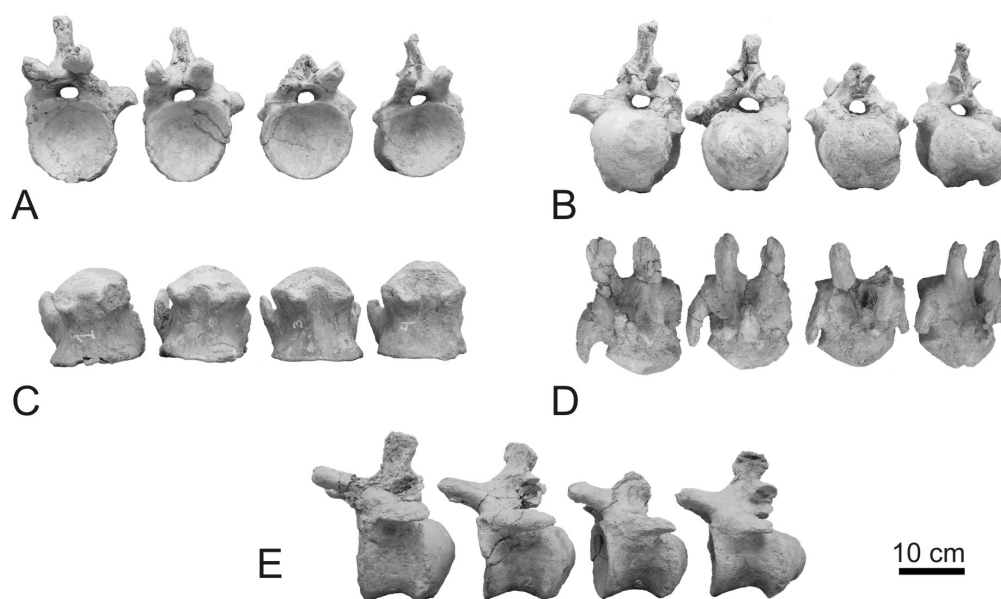
En vista posterior se observa la cara articular convexa del centro vertebral con un contorno cuadrangular y con la excavación central que se describió anteriormente. Sobre el centro vertebral se apoya el canal neural, cuadrangular con el borde dorsal convexo. Toda la base del arco neural presenta un amplio desarrollo lateral con dos leves promontorios sobre su superficie. Las postzigapófisis, orientadas a 60° aproximadamente del plano horizontal, se ubican bien en la base de la espina mostrando una superficie cóncava en sus bordes más ventrales. Aunque la lámina intrapostzigapofisial (tpol) no puede delimitarse como lámina independiente, se advierte la fosa triangular sobre la base de la espina neural. La lámina postespinal (posl) es muy conspicua, sobre todo en su desarrollo anteroposterior.

### *Caudales medias*

A modo meramente descriptivo se ha optado por definir el sector caudal “caudales medias” como aquél que comprende a vértebras caudales de tamaño mediano que presentan espinas neurales con una extensión dorsal conspicua y desarrollo evidente de las superficies de articulación de las zigapófisis. Es en este contexto que se han recuperado doce vértebras caudales “medias”. Este segmento incluye dos secciones articuladas y una vértebra aislada hallándose todas, en líneas generales, bien preservadas.

La primera sección comprende ocho vértebras articuladas (CM1-8), mayormente completas, con algunas excepciones en las que faltan los procesos transversos, las prezigapófisis o las espinas neurales. Los centros vertebrales, todos bien procélicos, se mantienen relativamente iguales tanto en altura como en longitud en las primeras tres vértebras, en tanto que se van alargando hacia las más

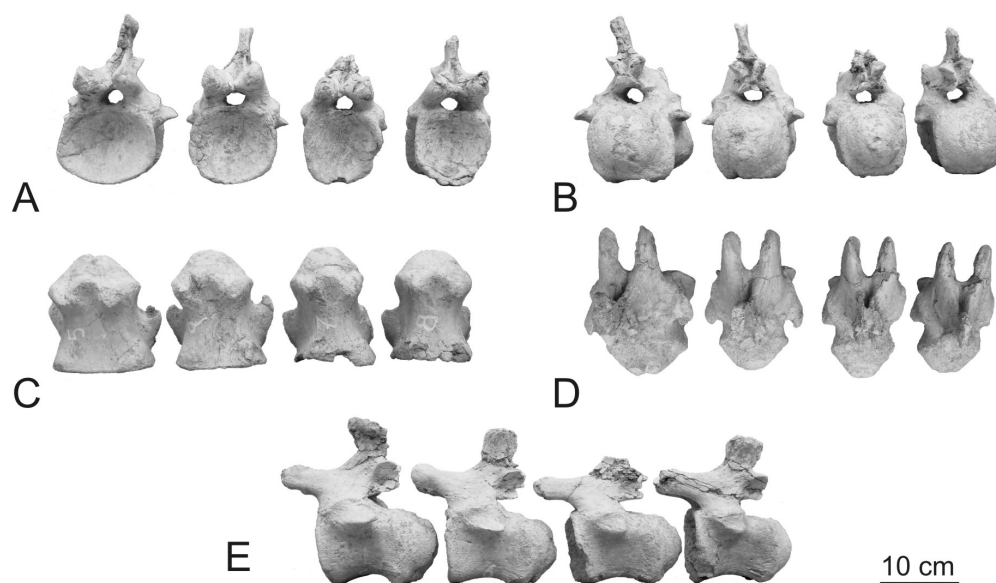
posteriores. Ventralmente poseen una superficie cóncava con dos procesos posteriores bien marcados en donde articulan los arcos hemales. Los arcos neurales son altos y todas, a excepción de las CM3 y CM7, presentan la espina neural completa, lateralmente comprimida, levemente curva en su base y dirigida hacia arriba. En todos los elementos de esta sección las bases de los arcos neurales se apoyan anteriormente sobre el centro vertebral; desde el borde anterior hasta la mitad del centro. Los procesos transversos están bien desarrollados y dirigidos hacia atrás en CM1-CM6 y se encuentran reducidos en CM7 y CM8.



**Figura 39-** Caudales medias CM1-4 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista ventral; **D**, vista dorsal; **E**, vista lateral.

Ni CM1 ni CM2 preservaron el proceso transverso derecho, y en su lugar se observa claramente la superficie de contacto (marcadamente cóncava) con la vértebra, justo en el límite entre el centro vertebral y el arco neural. En vista anterior los cótilos poseen un contorno subcircular que se aplanan en el margen dorsal a medida que se avanza en la secuencia. El ángulo comprendido entre las prezigapófisis y la horizontal es cercano a los 40° en las primeras vértebras y aumenta hacia los elementos más posteriores. En estos últimos, el ángulo llega hasta los 75°. A partir de CM3, se observa una fosa prespinal bien profunda.





**Figura 40-** Caudales medias CM5-8 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista ventral; **D**, vista dorsal; **E**, vista lateral.

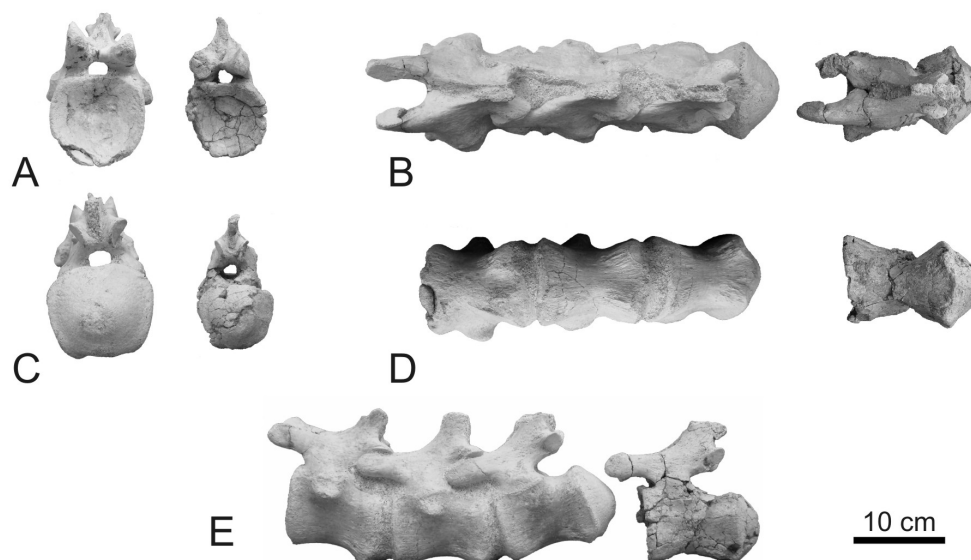
Debido a la compresión lateral de la espina neural, no puede apreciarse si existe una lámina prespinal en estos elementos como sí ocurre en las caudales medias de otros titanosaurios (*e.g.*, *Baurutitan*, *Saltasaurus*, *Neuquensaurus*). Bien desarrolladas, láminas espinoprezigapofisiales (sprl) se extienden desde el aspecto lateral de las prezigapófisis hasta el tope de la espina. En vista lateral, se aprecia el marcado descenso de altura de estas vértebras frente al alargamiento anteroposterior. Por sobre los procesos transversos se observa una pronunciada cicatriz longitudinal que responde al contacto dorsal entre el proceso transverso y el arco neural, y que al reducirse dichos procesos perdura como la cicatriz del cierre neurocentral. Esta situación también ocurre en *Alamosaurus* y *Baurutitan*, en donde Kellner *et al.* (2005) lo denominan “*dorsal tuberosity*”. Mientras que las prezigapófisis se proyectan anteriormente por el margen anterior del centro vertebral, las postzigapófisis se despegan levemente de la base del arco neural, dirigiéndose hacia atrás y llegando, en todos los casos, al borde más anterior del cóndilo. En vista posterior se observa que las superficies de las postzigapófisis desarrollan marcadas concavidades dirigidas hacia el plano sagital de la vertebra,

como también se observan en *Epachthosaurus*, *Aeolosaurus* y *Mendozasaurus*. Esta morfología peculiar de las postzigapófisis, en forma de “oreja”, habría funcionado como limitante del movimiento entre los elementos vertebrales, como un análogo del complejo hipósforo-hipántro. De hecho, Martínez *et al.* (2004) han considerado como hipósforo a la mitad ventral de las postzigapófisis caudales de *Epachthosaurus*. Sin embargo, estas estructuras no estarían formadas por elementos independientes a las postzigapófisis como las láminas intrapostzigapofisiales y las centropostzigapofisiales mediales, según sugiere Apesteguía (2005). En vista anterior, los centros vertebrales muestran cóndilos de contorno subtrapezoidal a subcuadrangular. En la superficie de los mismos, sobre la altura media, se observa una depresión que generalmente es vertical y de variable desarrollo en todos los elementos.

La segunda sección está compuesta por tres vertebrae caudales articuladas (CM9-11). Los centros son procélicos, de aproximadamente el doble de largos que de altos. En vista anterior, los cótilos presentan un perímetro subcircular con el margen dorsal aplanado. Por sobre este borde se apoya el canal neural, también subcircular, y los pilares de un arco neural de similar altura que la del centro. Las prezigapófisis se proyectan anteriormente, orientadas a unos 75° de la horizontal. La espina neural se aguza hacia el tope y muestra una profunda fosa prespinal en los tres elementos. Los procesos transversos están débilmente desarrollados como proyecciones laterales en la primera vértebra de esta secuencia, reduciendo su tamaño gradualmente hacia la tercera en donde se manifiestan como simples abultamientos.

En vista lateral se aprecian que las caras ventrales y laterales del centro son cóncavas. Los arcos neurales se encuentran fusionados al centro en una posición bien anterior con una sutura de contacto evidente entre ambos centros de osificación. Las prezigapófisis se extienden hacia adelante una distancia igual a la mitad de la longitud del centro vertebral. Las postzigapófisis se desarrollan alineadas con las prezigapófisis, pendiendo del borde posterior de la espina neural sobre cortos procesos, situación que se aprecia también en las vertebrae caudales

medias de *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus*. La espina neural está proyectada posteriormente, con su borde anterior curvo y su borde dorsal recto.



**Figura 41-** Caudales medias CM9-12 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior de la sección CM9-11 y la caudal CM12; **B**, vista dorsal de la sección CM9-11 y la caudal CM12; **C**, vista posterior de la sección CM9-11 y la caudal CM12; **D**, vista ventral de la sección CM9-11 y la caudal CM12; **E**, vista lateral de la sección CM9-11 y la caudal CM12.

En vista posterior los cóndilos presentan un perímetro trapezoidal, con sus lados rectos y sus bordes dorsales y ventrales irregulares. Las postzigapófisis se orientan a 75° de la horizontal por sobre el canal neural. En esta región caudal sólo las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) se mantienen individualizables mientras que el resto de las láminas espinales no se desarrollan.

La vértebra aislada (CM12) es un elemento de posición inmediatamente posterior a la serie articulada de tres vértebras. Posee un centro alto, procélico, con el arco neural completamente fusionado. Las caras laterales y ventral del centro son superficies levemente cóncavas. En vista anterior, el cótilo presenta un perímetro circular al igual que el canal neural. La espina neural se mantiene, como en las caudales que la preceden, con un desarrollo dorsal conspicuo. Sobre la espina se observa una fosa prespinal alargada. Las superficies de las prezigapófisis se orientan a unos 75° del plano horizontal, aunque sólo se ha preservado la prezigapófisis

izquierda. En vista lateral se observa el cóndilo con una convexidad bien desarrollada. A su vez, se advierte que el arco neural se apoya bien anteriormente sobre el centro vertebral, con las prezigapófisis bien anteriores, y las postzigapófisis proyectadas por detrás de la base de la espina neural. La espina neural es baja y está proyectada hacia atrás. En vista posterior el cóndilo presenta un contorno trapezoidal de lados bien rectos. En el centro del mismo se observa una concavidad pequeña y circular como en otras caudales. Sobre el canal neural, las postzigapófisis se orientan casi verticales, a unos 80° con respecto al plano horizontal. Entre ambas se observa una pequeña fosa postespinal triangular.

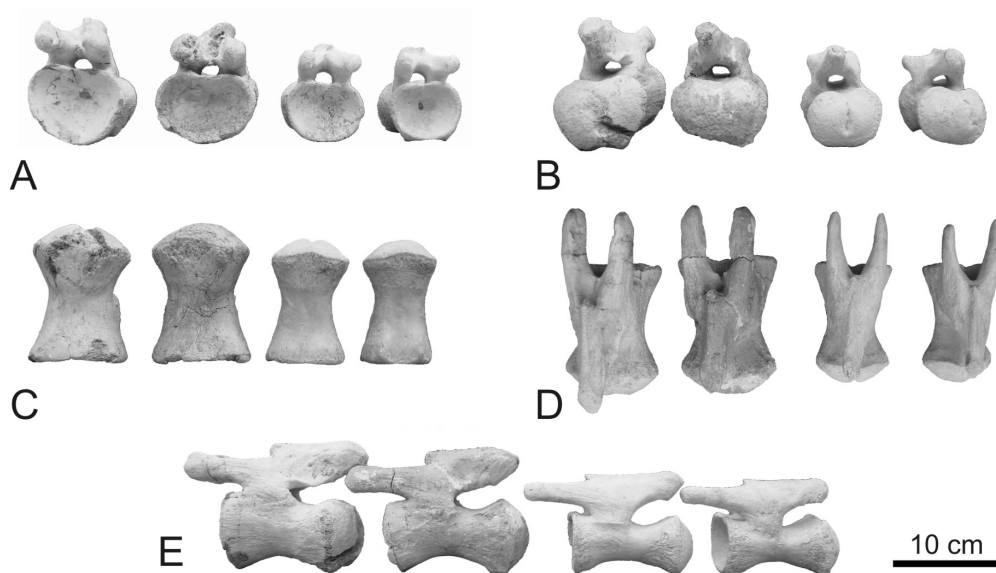
### *Caudales posteriores*

Se han preservado once vértebras caudales posteriores, de las cuales nueve son piezas completas, todas ellas desarticuladas. No obstante, es posible determinar la presencia de dos pares correlativos de la parte más anterior de este sector caudal.

El primer par (CP1-CP2) comprende vértebras de centros largos y procélicos, con arcos relativamente bajos, tan altos como los centros. Las caras laterales y ventral del centro son cóncavas pero, a diferencia de lo observado en las caudales medias, tienen superficies curvas en sentido dorsoventral. Sobre la cara ventral y sobre el borde del cótilo se observan dos procesos bajos correspondientes a las zonas de articulación para los arcos hemales. En vista anterior los cótilos tienen un perímetro subcircular con su lado dorsal recto. Sobre estos se apoyan los canales neurales, deprimidos dorsoventralmente. Las prezigapófisis, elongadas, portan superficies de articulación ovoides orientadas casi perpendiculares.

Las espinas neurales son muy bajas y presentan una fosa prespinal pequeña y profunda. Por sobre esta fosa se desarrolla un pequeño proceso agudo aquí llamado “proceso espinal anterior” (que, según Kellner *et al.*, 2005, representaría en *Baurutitan* un remanente de la lámina prespinal) y que aparece por primera vez en este sector e involucra no sólo a estos dos elementos, sino a los cinco elementos caudales posteriores a este par. En vista lateral se puede observar que los arcos

neurales están ubicados anteriormente sobre el centro, completamente fusionados y con una cicatriz de sutura orientada en forma diagonal. No hay evidencias de procesos transversos en este sector caudal.



**Figura 42-** Caudales posteriores CP1-4 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista ventral; **D**, vista dorsal; **E**, vista lateral.

Las prezigapófisis se extienden anteriormente en forma horizontal. La espina neural es recta, está proyectada horizontalmente hacia atrás, culminando en un ápice robusto y redondeado. Las postzigapófisis están apoyadas sobre el aspecto lateral más posterior de la espina neural, manteniéndose más evidentes las superficies del lado izquierdo. En vista posterior, los cóndilos tienen un perímetro subtrapezoidal con sus lados rectos, su base menor (ventral) cóncava y su base mayor (dorsal) convexa-cóncava-convexa, prefigurando un contorno en forma de “manzana”. En ambas vértebras se observa una depresión central en la superficie de los mismos. Las postzigapófisis se conectan ventralmente por una plataforma horizontal que forma un “alero” sobre el canal neural.

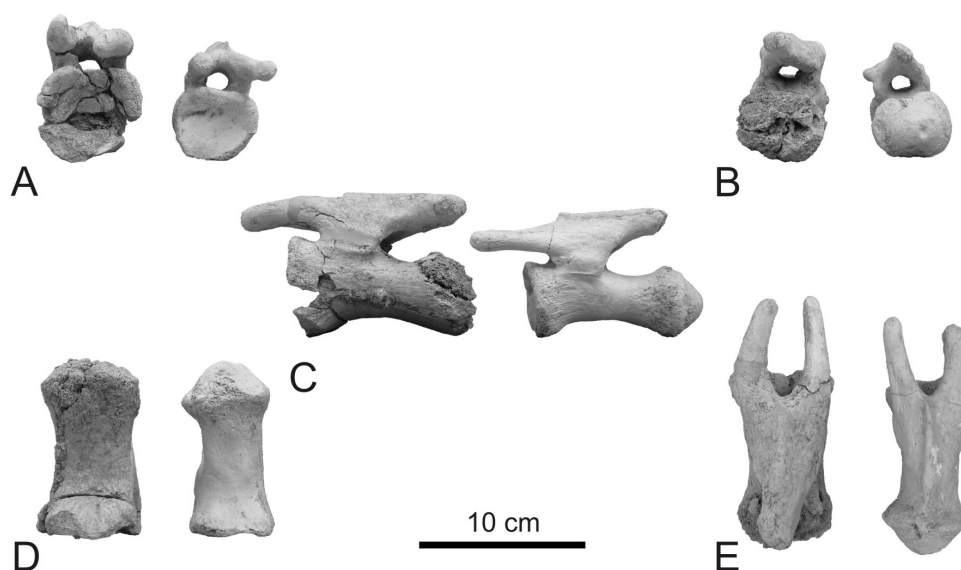
El segundo par (CP3-CP4) comprende elementos de un menor tamaño pero de características muy similares al par anterior. Los centros son largos y bajos, con arcos neurales de similar altura. El centro, procélico, presenta sus caras laterales y

ventral cóncavas. Inclusive la cara dorsal del centro, expuesta en la mitad posterior, también es marcadamente cóncava. Tanto el cótilo como el cóndilo presentan una muesca en el borde dorsal. En vista anterior el cótilo presenta un perímetro trapezoidal debido a la presencia de los procesos de articulación de los arcos hemales, ubicados en este caso sobre el margen anterior, como ocurre en *Isisaurus colberti* (Jain y Bandyopadhyay, 1997).

Por sobre el canal neural, circular, se observan las prezigapófisis sin una superficie de articulación evidente. Esta condición se mantendrá para todos los elementos posteriores a este par. En vista lateral se observa que el arco neural está apoyado en la mitad anterior del centro, por lo cual el tope de la espina neural no sobrepasa el borde posterior del centro. Los arcos están completamente fusionados al centro con una sutura horizontal, evidente como cicatriz positiva. Tanto las prezigapófisis como la espina neural se proyectan en posición horizontal hacia adelante y atrás respectivamente. Una quilla dorsal recorre toda la espina desde el proceso espinal anterior hacia el ápice posterior robusto. En vista posterior el cóndilo repite el contorno en forma de “manzana” observado en los elementos anteriores. Sobre la superficie del cóndilo se observa un surco vertical en la zona media.

Los siete elementos restantes, aislados, incluyen dos elementos anteriores procélicos, de diferente tamaño pero de características similares (CP5-CP6), tres elementos biconvexos de tamaño decreciente y probablemente correlativos (CP7-CP8-CP9), y dos fragmentos de centros vertebrales posteriores (CP10-CP11).

Los primeros dos elementos presentan muchas similitudes a los pares descritos anteriormente; centros largos y bajos, fuertemente procélicos, arcos neurales bajos con las prezigapófisis extendidas horizontalmente al igual que las espinas neurales y ubicados anteriormente sobre el centro vertebral.

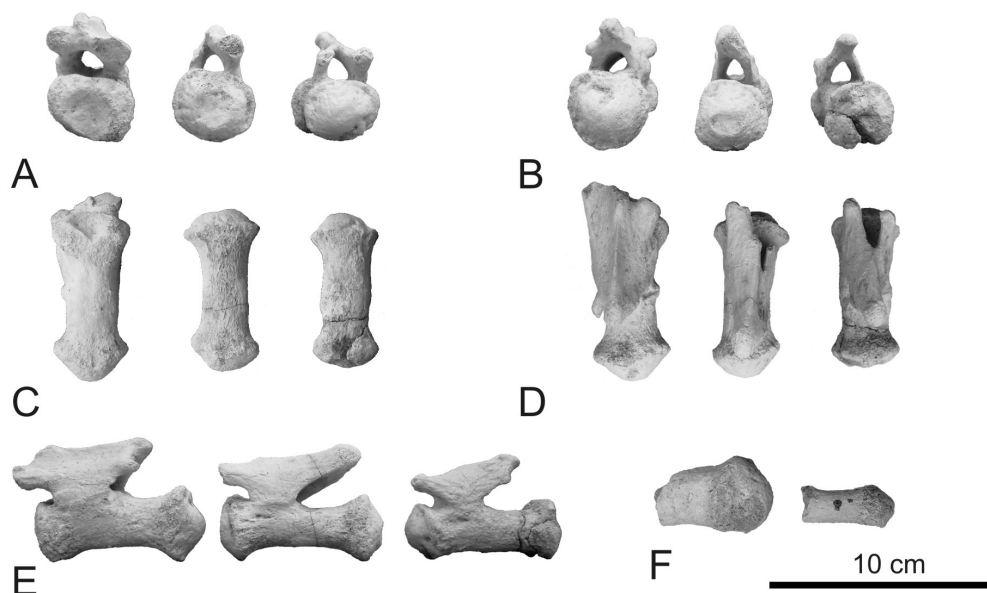


**Figura 43-** Caudales posteriores CP5-6 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista lateral; **D**, vista ventral; **E**, vista dorsal.

Los elementos biconvexos, por su parte, merecen una descripción más en detalle, ya que muestran, quizá, la transición de elementos procélicos a biconvexos. En este sentido, la primera vértebra exhibe una cara articular anterior convexa en su borde perimetral y una superficie cóncava hacia el centro. Continuando sobre la serie caudal, se observa que la condición convexa perimetral de la superficie articular anterior va aumentando en detrimento de la superficie cóncava central, hasta la condición completamente convexa observada en la caudal CP9. Los centros son largos y cilíndricos, con sus diámetros incrementados sobre los márgenes anterior y posterior.

Dos caudales de esta serie presentan engrosamientos anulares justo a mitad de la longitud del centro, mostrando quizá algún tipo de patología o zona de debilidad transversal. Los arcos neurales se ubican bien anteriores sobre el centro vertebral. Si bien sus bases se fusionan a los centros en forma simétrica, el aspecto general del arco con su espina y apófisis muestra diferencias notorias en desarrollo, simetría y composición en estos tres elementos caudales. El primer arco es anteroposteriormente corto, las prezigapófisis apenas exceden el límite anterior del

centro y la espina se proyecta muy poco posteriormente. El lado izquierdo del arco está más desarrollado lateralmente que el derecho, inclusive desarrollando un proceso bien conspicuo en la posición de las postzigapófisis.



**Figura 44-** Caudales posteriores CP7-9 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista ventral; **D**, vista dorsal; **E**, vista lateral. Caudales posteriores CP10-11 de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **F**, vista lateral.

El segundo arco, marcadamente asimétrico, presenta una espina más proyectada posteriormente. En tal sentido, la prezigapófisis derecha es mínima comparada con la izquierda, la cual es bien evidente y proyectada por delante del límite anterior del centro vertebral. También se observa un proceso a modo de postzigapófisis, pero sólo del lado derecho. Por último, el tercer arco es corto anteroposteriormente con las prezigapófisis llegando apenas hasta el borde anterior del centro y la proyección posterior de la espina reducida. También aquí se observa un desarrollo asimétrico entre las prezigapófisis y la presencia de un proceso en la zona de las postzigapófisis, aunque sólo del lado izquierdo.

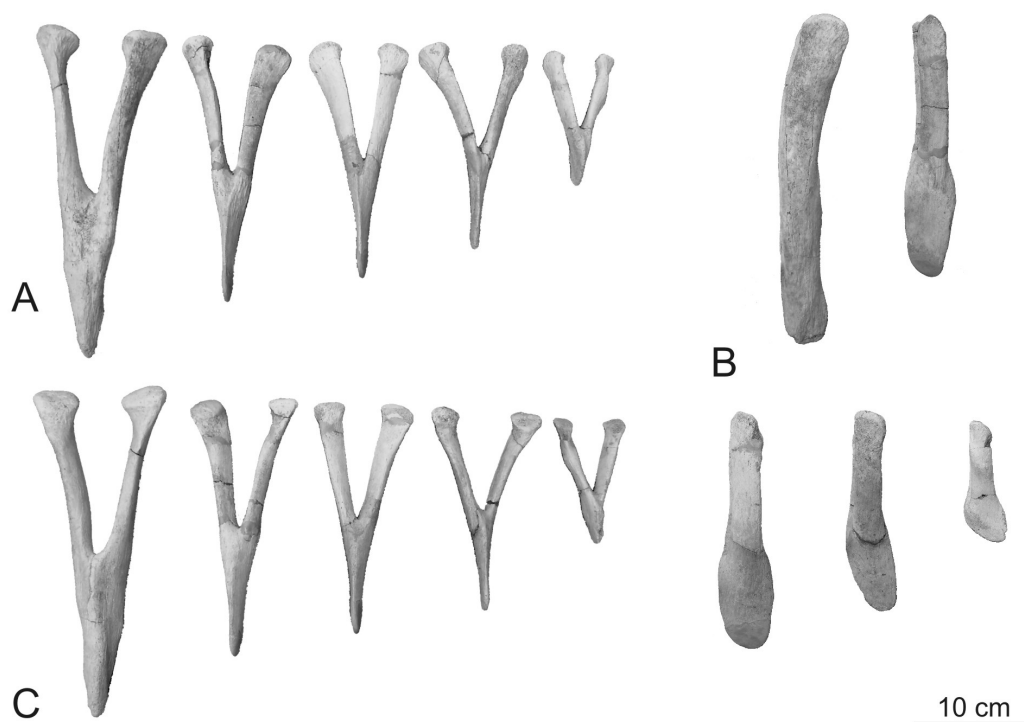
Dos centros caudales fragmentarios completan el total de los elementos caudales. El de mayor tamaño constituye una mitad posterior de un centro con su cara articular convexa completa y de sección subcircular. Por su forma y tamaño procedería de un elemento anterior y muy próximo a la serie biconvexa. El de



menor tamaño es el elemento más posterior preservado. Consiste de un sector posterior de un centro cilíndrico con su cara articular convexa. Teniendo en cuenta sus dimensiones, su ubicación sería entre dos a tres elementos posteriores a la serie biconvexa.

#### *Arcos hemales*

Se han recuperado cinco arcos hemales completos y un fragmento correspondiente a un proceso proximal izquierdo de un arco hemal anterior. Como se observa en otros titanosaurios (*e.g.*, *Opisthocoelicaudia*, *Baurutitan*, *Isisaurus*, *Mendozasaurus*, *Rinconsaurus*), todos los elementos presentan una forma general de “Y” con sus ramas proximales (articulares) abiertas. Aquí se describen enumerándolos del 1 al 5, del más anterior al más posterior, sin corresponderse éste al número de caudal con la cual articulaban, debido a que fueron hallados en forma desarticulada.



**Figura 45-** Arcos hemales de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior.

El arco hemal 1 es el de mayor tamaño, elongado pero robusto, sobre todo en su extremo distal. Las ramas proximales están aplanadas lateralmente en todo su desarrollo y se bifurcan justo a la mitad de la longitud total del arco hemal como sucede en *Baurutitan*. Estas ramas son rectas y se orientan levemente oblicuas en vista anterior, lo que prefigura un canal hemal profundo y angosto. Las cabezas articulares están ensanchadas lateralmente a diferencia de lo observado en *Baurutitan* donde no se evidencia ensanchamiento alguno. Las superficies articulares muestran una cara simple de articulación en contraste con *Mendozasaurus* y *Aeolosaurus* en los que se registran caras articulares dobles. Tanto las ramas proximales como el proceso distal presentan un reborde longitudinal a lo largo de toda su extensión en vista anterior y posterior. El proceso distal está bien desarrollado tanto anteroposteriormente como lateralmente, presentando una sección subtriangular. Este arco hemal presenta un aspecto asimétrico, particularmente en el extremo distal, que se evidencia en el desarrollo de dos abultamientos laterales del lado izquierdo y uno del lado derecho, los tres de superficies rugosas. Lateralmente el arco es levemente curvo, con su lado cóncavo orientado hacia atrás. La posición espacial con respecto al eje mayor de este arco hemal sería a unos 45° aproximadamente, debido a la orientación de las caras articulares de las ramas proximales.

Los arcos 2, 3 y 4 son bastante similares en características y proporciones, variando levemente en tamaño. Los tres elementos presentan un canal hemal profundo, un poco más de la mitad de la longitud total del arco. Las ramas proximales, de secciones comprimidas lateralmente, aumentan su apertura avanzando hacia los elementos posteriores. En los tres arcos, la rama derecha está adelantada con respecto a la izquierda en vista dorsal. Esta característica presumiblemente se deba a un carácter producto de deformación postdiagenética. Las caras de articulación presentan un contorno arriñonado y se orientan con inclinación posterior con respecto al eje de las ramas proximales. Lo más distintivo de estos elementos medios es el grado de compresión lateral del proceso distal a modo de “espátula”, como se observa en *Baurutitan* y *Mendozasaurus*. Este

proceso presenta su contorno redondeado y en vista lateral se encuentra inclinado levemente hacia atrás.

El arco 5, el último de los elementos preservados, es relativamente pequeño comparándolo con los descritos anteriormente y presenta las ramas proximales el doble de largas que el proceso distal. Estas proporciones delimitan un canal hemal profundo, 2/3 de la longitud total del arco. Las ramas proximales están comprimidas lateralmente pero se ensanchan a mitad de su longitud con dos abultamientos laterales de superficies rugosas. Por su parte el proceso distal, corto, presenta su borde anterior curvo y su borde posterior recto en vista lateral.

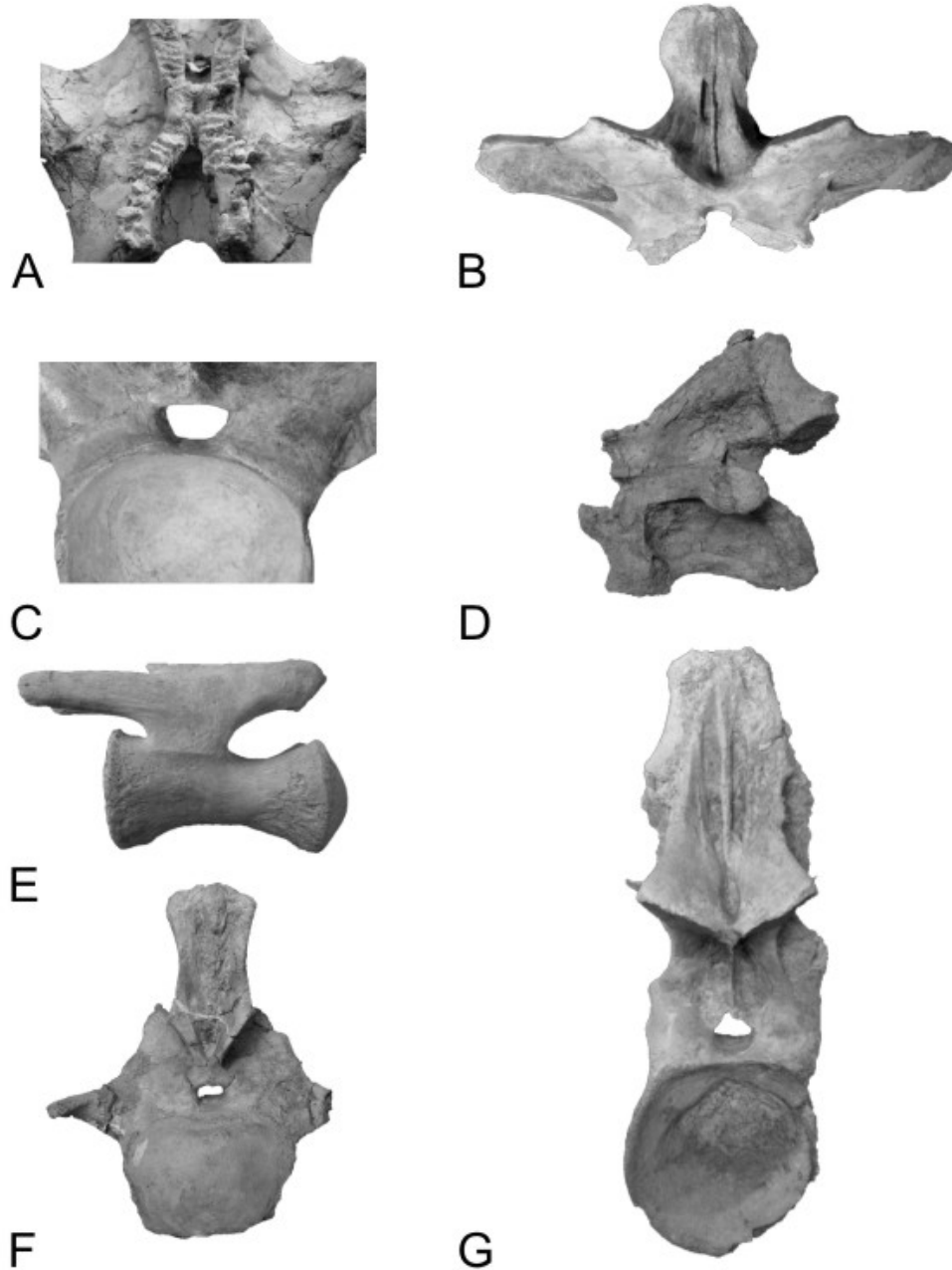
### **Comentarios y discusión sobre el esqueleto axial de *Bonitasaura***

En esta sección, se analizarán tres temas relacionados al esqueleto axial de *Bonitasaura*: en primer lugar el cierre neurocentral (fusión del arco neural con el centro vertebral), luego la forma y orientación de las espinas neurales a lo largo de la serie vertebral, y por último la homología y desarrollo de ciertas láminas vertebrales.

#### ***Cierre neurocentral***

En las regiones cervical y dorsal se observan algunos arcos neurales libres, como así también algunos otros completamente fusionados al centro vertebral. Por su parte, la región caudal tiene todos los arcos neurales fusionados a sus respectivos centros. Sin embargo, de la región caudal, se han recuperado procesos transversos aislados, los cuales demuestran que la fusión de estos elementos costales a las vértebras se produce con posterioridad al cierre neurocentral (Gallina y Otero, 2009). Los diferentes niveles de la fusión permiten reconocer, entonces, un momento en una secuencia temporal relativamente precisa; arcos neurales y centros vertebrales libres con superficies de contacto rugosas (estadio A, Fig. 46A, B), elementos parcialmente fusionados con arcos neurales descansando sobre los centros vertebrales con suturas visibles (estadio B, Fig. 46C) y elementos completamente fusionados con suturas prácticamente imperceptibles (estadio C,

Fig. 46D, E). Se puede reconocer un estadio intermedio B-C en los cuales las suturas se marcan levemente (Fig. 46F, G).



**Figura 46-** Diferentes estadios de fusión en los elementos vertebrales de *Bonitasaura salgadoi*. Sin escala. (Modificado de Gallina, *en prensa*).

En la región cervical se pueden reconocer también diferentes estadios: el estadio C (en el axis), el estadio A (en los dos arcos neurales anteriores) y el estadio

BC (en la última vértebra cervical). En la región dorsal, por su parte, se reconocen: estadio A (en el arco neural de la vértebra 1), el estadio B (en la vértebra 3), y el estadio B-C (en las vértebras 6? y 10?). Por último, en la región caudal se reconocen los estadios B-C en los elementos más anteriores, y el estadio C en el resto de vértebras.

Si bien existe un solo ejemplar de *Bonitasaura*, lo cual se traduce en la representación de un solo momento ontogenético de la especie, el patrón de fusión neurocentral, claramente diferencial en las diferentes regiones del esqueleto axial, permite hipotetizar sobre la secuencia temporal del mismo a lo largo de la columna vertebral.

El grado diferencial de fusión en los elementos formadores de las vértebras se ha utilizado como un parámetro relativo de madurez (Brochu, 1996). Sin embargo, el cierre neurocentral es uno de los casos en que la información no es tan directa y necesita en cierto sentido ser contrastada con datos ontogenéticos (ver Irmis, 2007).

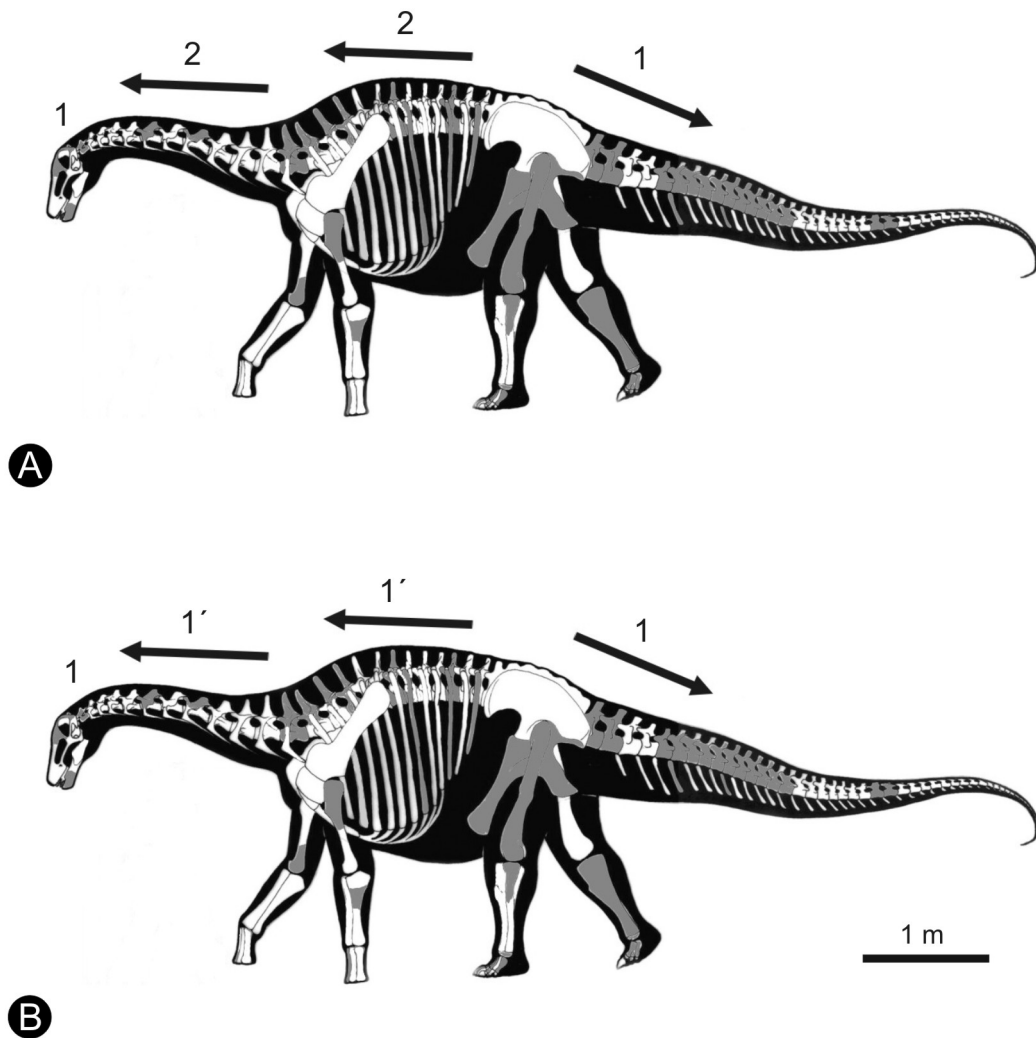
En los arcosaurios vivientes se han documentado dos patrones diferentes de cierre neurocentral. En varios géneros de cocodrilos, se reconoció un patrón de cierre en sentido posterior-anterior (Brochu, 1992, 1996). En contraste, el patrón observado en aves parece orientarse en sentido contrario; anterior-posterior (Starck, 1993, 1998). Por otra parte, en arcosaurios fósiles, la condición es variable de acuerdo al grupo a tratar y se observan diferentes patrones (Irmis, 2007). En dinosaurios ornitisquios el patrón anterior-posterior es el representado al menos en neoceratopsios basales (Chinnery y Weishampel, 1998). En el caso de los terópodos no avianos el patrón es variable, incluyendo una secuencia posterior-anterior evidente en *Dilophosaurus* y en *Allosaurus*, aunque en muchos casos no han sido estudiados (Irmis, 2007). Dentro del clado Sauropodomorpha se observa un patrón generalizado que se dirige en sentido posterior-anterior y que se presenta en formas basales como *Thecodontosaurus* y *Unaysaurus*, así como en formas basales de Sauropoda como *Antetonitrus* e *Isanosaurus* (Irmis, 2007). En los Neosauropoda se presenta una condición posterior-anterior, como se observa en

*Haplocanthosaurus* y *Apatosaurus* (Irmis, 2007). Sin embargo, en *Camarasaurus* el patrón observado no sigue una secuencia ordenada, pues el cierre se inicia por las caudales posteriores y medias, continúa por las caudales anteriores, luego por las vértebras cervicales en dirección anterior-posterior y finalmente las vértebras dorsales (Ikejiri, 2003; Ikejiri *et al.*, 2005). No se ha estudiado la condición en los titanosaurios, salvo en *Bonitasaura* y en forma preliminar (Gallina, 2009), por lo que el análisis aquí abordado será *a priori* novedoso.

La secuencia observada en *Bonitasaura* se puede explicar por medio de dos patrones diferentes, al considerar como constante o variable la velocidad de cierre entre las vértebras de las diferentes regiones del eje principal. En la primera hipótesis (a velocidad de cierre constante) la fusión neurocentral del axis y de las vértebras caudales en dirección posterior-anterior son las primeras en ocurrir; más tarde se da simultáneamente el cierre de las vértebras dorsales y cervicales en dirección posterior-anterior. La fusión neurocentral del axis se produce muy temprano en la ontogenia en la mayoría de los reptiles (Romer, 1956). Sin embargo, en los cocodrilos esta fusión sería una de las últimas en producirse (Brochu, 1992). De los tres estadios de la fusión neurocentral descritos anteriormente en *Bonitasaura*, el axis se encuentra en el estadio C de la fusión, lo que sugiere que su cierre se produjo tempranamente en la ontogenia. En el mismo sentido, las vértebras caudales posteriores también muestran un estadio C de fusión.

Más tarde, dos puntos de origen independiente de cierre neurocentral se desarrollarían en las regiones dorsal y cervical, y que corren en dirección posterior-anterior. Esto se deduce por la presencia de elementos fusionados en los sectores más posteriores de ambas regiones, coexistiendo con elementos sin fusionar en los sectores más anteriores. Bajo la segunda hipótesis (a velocidad de cierre variable) las conclusiones son difíciles de explicar *a priori* para cualquier material fósil. Esta situación implicaría una secuencia de cierre neurocentral simultáneo a partir de los sectores mas posteriores de cada región, en sentido posterior-anterior, pero con una marcada reducción de la velocidad en las regiones dorsal y cervical.

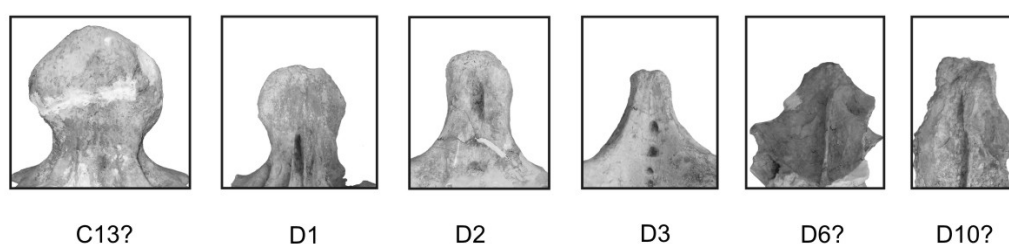
Cualquiera sea la hipótesis que se adopte para explicarla, la secuencia descrita en *Bonitasaura* es completamente novedosa, y evidencia por primera vez cómo es el patrón de cierre neurocentral en la columna vertebral de un saurópodo titanosaurio.



**Figura 47-** Hipótesis de secuencia de cierre neurocentral en *Bonitasaura salgadoi*. **A**, a velocidad constante, los números indican el orden temporal en la secuencia de cierre y las flechas indican la dirección de cierre; **B**, a velocidad variable, los números indican el orden temporal en la secuencia de cierre y los números primos sugieren una velocidad diferencial. Escala gráfica de 1 m.

**Forma, conformación y orientación de las espinas neurales**

A lo largo de la serie vertebral se manifiestan diferencias importantes en la morfología de las espinas neurales. Estas variaciones incluyen una expansión lateral diferencial del sector más distal de la espina neural y una importante desviación angular, en vista lateral. Particularmente, la espina neural de la última vértebra cervical presenta una forma romboidal, en vista anterior, la cual otorga una forma general de ojo de cerradura a toda la espina neural.



**Figura 48-** Variación morfológica de los extremos distales de las espinas neurales a lo largo de la serie vertebral, en vista anterior. **Abreviaturas:** C, vértebra cervical; D, vértebra dorsal. Sin escala. (Modificado de Gallina, *en prensa*).

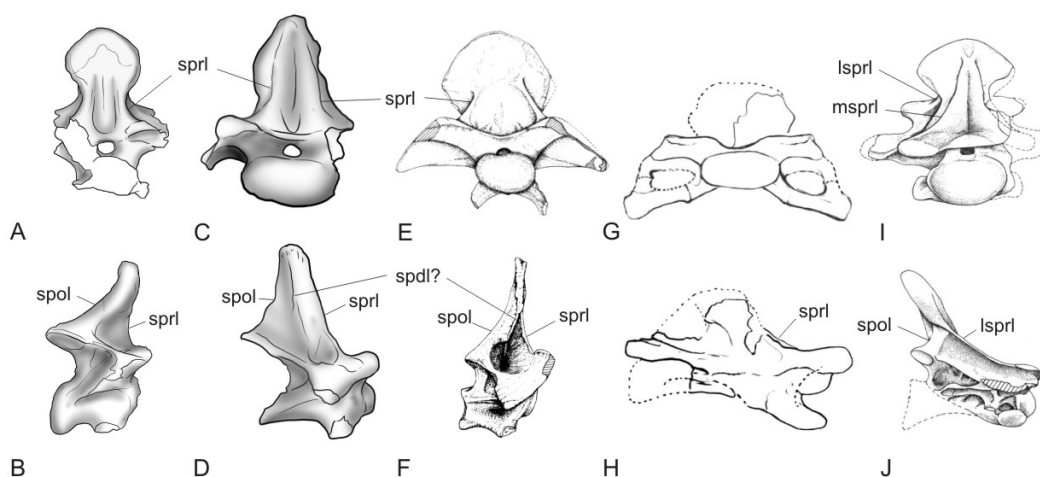
La morfología romboidal del sector distal de la espina sólo se mantiene en la primera vértebra dorsal. A partir de la segunda y hasta las posteriores, las expansiones laterales se van reduciendo (Fig. 48). Si bien las espinas neurales se encuentran fundamentalmente reforzadas desde sus bases por las láminas espinoprezigapofisiales (sprl) y láminas espinopostzigapofisiales (spol), en *Bonitasaura*, no puede discriminarse una contribución exacta de alguna de las mencionadas láminas a las expansiones laterales, por lo que se asume una contribución conjunta asociada a un engrosamiento lateral de dicha estructura. Estas expansiones laterales son bastante masivas y rugosas, lo que sugiere un importante sitio de origen o inserción de musculatura epaxial y ligamentos.

En varios titanosaurios ha sido reconocido el desarrollo de expansiones laterales en las espinas neurales de las regiones cervicodorsales con esta típica morfología romboidal. De hecho, algunos autores han considerado esta morfología



particular como diagnóstica, tanto en formas basales como *Ligabuesaurus leanzai* Bonaparte *et al.* 2006, como en formas más derivadas como *Mendozasaurus neguyelap* González Riga 2003, dentro de Titanosauria. Más aún, Calvo *et al.* (2007b) han reconocido como una posible sinapomorfía del clado Lognkosauria a la "presencia de una expansión lateral en las espinas neurales de las cervicales posteriores, más anchas que el cuerpo vertebral". La presencia en la última vértebra cervical de *Bonitasaura* y en otros titanosaurios de una espina neural romboidal, lateralmente expandida, sugiere que esta característica estaría mucho más ampliamente distribuida dentro del clado Titanosauria.

Las expansiones laterales son la principal característica que dan el aspecto romboidal a las espinas neurales, pero existen ciertas diferencias en las estructuras laminares involucradas en su formación. En *Bonitasaura* y en *Puertasaurus reuili*, por ejemplo, las expansiones laterales son simples engrosamientos y expansiones de la parte distal de la espina, sin una clara contribución de láminas anteriores o posteriores (sprl y spol).

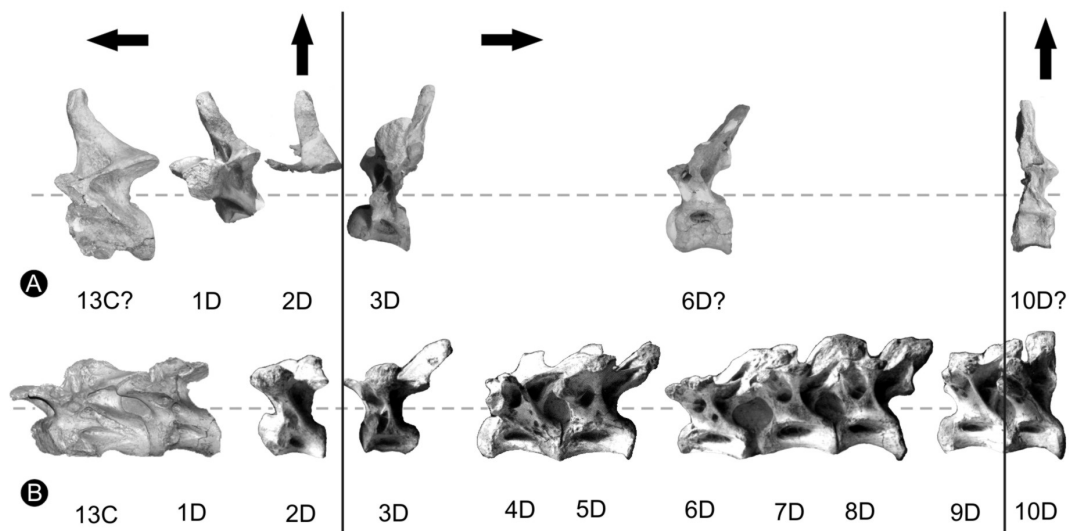


**Figura 49-** Variación morfológica en la construcción de las expansiones laterales de las vertebrales cervicales posteriores. **A, B**, *Bonitasaura*; **C, D**, *Futalognkosaurus* (redibujado de Calvo *et al.*, 2007c); **E, F**, *Mendozasaurus* (modificado de González Riga, 2005); **G, H**, *Puertasaurus* (modificado de Novas *et al.*, 2005); **I, J**, *Ligabuesaurus* (modificado de Bonaparte *et al.*, 2006). Sin escala. (Modificado de Gallina, *en prensa*).

Por el contrario, mientras que en *Ligabuesaurus* las expansiones laterales involucran a las láminas espinoprezigapofisiales laterales ("Isprl" de Bonaparte *et al.*, 2006), en *Mendozasaurus* y *Futalognkosaurus* existe una lámina vertical lateral que se relaciona con la construcción de las expansiones laterales. Si bien existen diferencias en la conformación ósea de la espina neural, un solo evento morfogenético sería el responsable de esta particular morfología romboidal, evidenciando el dominio de los tejidos blandos en la formación del tejido óseo (Witmer, 1997).

Si bien series vertebrales completas de titanosaurios son poco conocidas, la orientación variable de las espinas neurales a lo largo de la serie representa un tema interesante. Powell (1987) reconoció los importantes cambios en la orientación de las espinas neurales entre las vértebra dorsal 2 y 3, así como entre las dorsales 9 y 10 en la "serie B" de Brasil (= *Trigonosaurus pricei* Campos *et al.* 2005). Las observaciones efectuadas en *Bonitasaura*, en la serie vertebral completa del ejemplar de Rincón de los Sauces aún sin publicar (MAU-Pv-CO-439), así como el reconocimiento y la comparación de un patrón similar que se observa en la serie vertebral completa de *Trigonosaurus pricei* Campos *et al.* 2005, permitieron reconocer tres segmentos de inclinación angular y dos puntos de referencia desde la última cervical hasta las vértebras dorsales más posteriores.

Cuando se analizan las vértebras dorsales de *Bonitasaura* en vista lateral y con el canal neural ubicado en sentido horizontal, es evidente una variabilidad marcada en cuanto a la orientación de las espinas neurales. Desde la última vértebra cervical hasta la vértebra dorsal posterior, las espinas se inclinan hacia delante, hacia atrás y vertical. Esto ocurre en forma gradual, pero se pueden reconocer dos puntos de inflexión (o *landmarks*) que limitan tres sectores vertebrales donde predomina una orientación particular. La última vértebra cervical presenta una espina neural inclinada unos 20° hacia delante, como así también lo hace la primera vértebra dorsal, a unos 15° de la vertical. La espina neural de la segunda vértebra dorsal, en cambio, es casi vertical.



**Figura 50-** Variación en la inclinación de las espinas neurales de las vertebrales cervicales posteriores y dorsales. **A**, *Bonitasaura*; **B**, *Trigonosaurus* (modificado de Powell, 2003 y de Campos *et al.*, 2005). **Abreviaturas:** **C**, vértebra cervical; **D**, vértebra dorsal. Las flechas indican la dirección de inclinación espinal y las líneas verticales los *landmarks* de cambio de inclinación. Sin escala. (Modificado de Gallina, *en prensa*).

Entre la segunda vértebra dorsal y la tercera se produce un cambio notable en la orientación de la espina, de unos 25°, que termina apuntando hacia atrás. Este es el primer *landmark* llamado D2-3 (= vértebras dorsales 2-3), que marca un cambio orientación de adelante hacia atrás. La inclinación de las espinas se mantiene apuntando hacia atrás, como puede observarse en la vértebra dorsal 6?, que inclina 45°. Esta inclinación vuelve a variar fuertemente al llegar a la vértebra dorsal 10? donde la espina se torna vertical. Aquí, tentativamente, se encontraría el segundo *landmark* D9-10 (también reconocido por Campos *et al.*, 2005), de atrás hacia la vertical, aunque su ubicación precisa no puede ajustarse al no haberse preservado en *Bonitasaura* la vértebra dorsal 9. En suma, la vértebra cervical posterior y las vértebras dorsales de *Bonitasaura* muestran diferentes inclinaciones que permiten reconocer tres regiones diferenciables, separadas por dos puntos de referencia o *landmarks*.

El reconocimiento de estos tres segmentos de inclinación angular y los dos puntos de referencia (*landmarks*) añaden información (junto a otras características vertebrales como la disposición espacial de las zigapófisis, articulaciones costales y

láminas vertebrales) para el reconocimiento de una posición mas precisa en la serie vertebral de elementos vertebrales aislados.

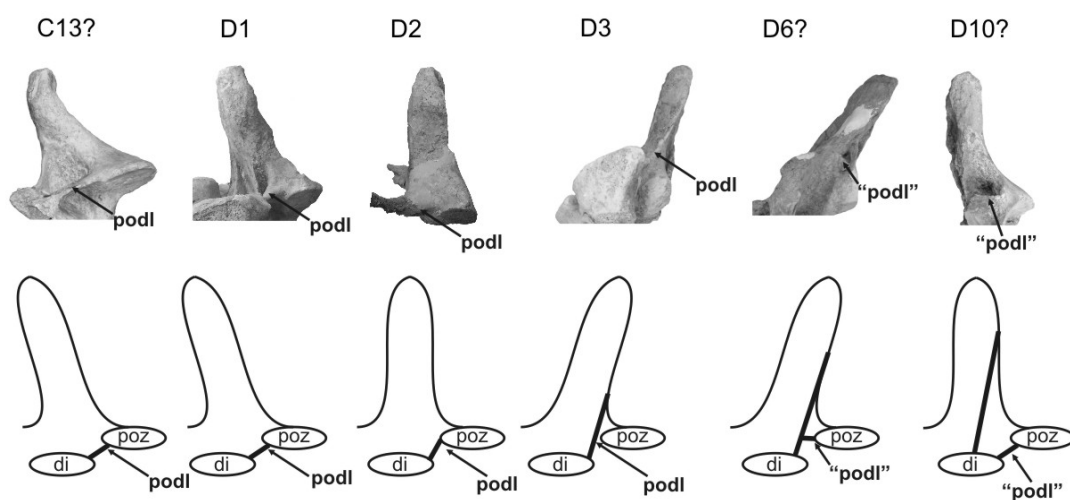
### ***Homología y desarrollo de algunas láminas vertebrales***

El hallazgo de elementos vertebrales aislados o desarticulados de titanosaurios es frecuente y es allí donde el estudio laminar es decisivo, utilizando comparaciones individuales sin una correlación serial. Esto lleva a suposiciones erróneas en el reconocimiento de ciertas láminas. Por lo tanto, el enfoque aquí resalta la importancia de examinar las series vertebrales disponibles a fin de reconocer las homologías laminares con mayor precisión.

Las primeras clasificaciones laminares destacaban la orientación espacial en lugar de las conexiones entre elementos involucrados (ver Wilson, 1999b). Wilson (1999b) propuso una nomenclatura laminar muy útil para estudiar los complejos sistemas de láminas presentes en las vértebras de los dinosaurios saurisquios basada en puntos de referencia morfológicos; el nombre de cada lámina reflejaría, así, los puntos de conexión en las vértebras. Sin embargo, al analizar series vertebrales completas de titanosaurios, ciertas láminas se desconectan de sus puntos anatómicos originales y toman una nueva posición. Esto acarrea consecuencias significativas sobre su homología y por lo tanto sobre su nomenclatura.

Un ejemplo de esto se puede observar en la lámina postzigodiapofisial (podl) (Salgado *et al.*, 2006, Salgado y Carvalho, 2008). Como ocurre en varios titanosaurios como *Alamosaurus*, *Trigonosaurus*, *Uberabatitan* y *Bonitasaura*, esta lámina se desconecta de las postzygapófisis y migra hacia el aspecto lateral de la espina neural a lo largo de la serie vertebral (la secuencia de la migración se observa claramente en *Trigonosaurus* y *Bonitasaura*). El resultado final es una nueva posición de la podl en las vertebrales dorsales posteriores, con respecto a su posición original, ocupando el lugar previsto para una lámina espinodiapofisial (spdl). Esta situación se produciría al mismo tiempo que se va reduciendo la spdl original, que tiende a desaparecer (Salgado *et al.*, 2006). Como consecuencia, la lámina entre las

diapófisis y postzigapófisis observada en las vértebras dorsales 10, tanto en *Trigonosaurus* y como en *Bonitasaura* no sería homóloga a la podl original que se preserva en las dorsales anteriores (*contra* Campos *et al.*, 2005). Recientemente, Salgado y Coria (2009) y Salgado y Powell (*en prensa*) han propuesto otra hipótesis sobre las láminas laterales de las vértebras dorsales, en la cual se desarrolla una bifurcación de láminas espinodiapofisiales en una porción anterior (“aspdl” de Salgado y Coria, 2009) y una posterior (“pspdl” *op. cit.*), y la subsistencia de la lámina podl uniendo a las postzigapófisis con las diapófisis. Sin embargo, esto no pareciera ser el caso presente en *Bonitasaura*.

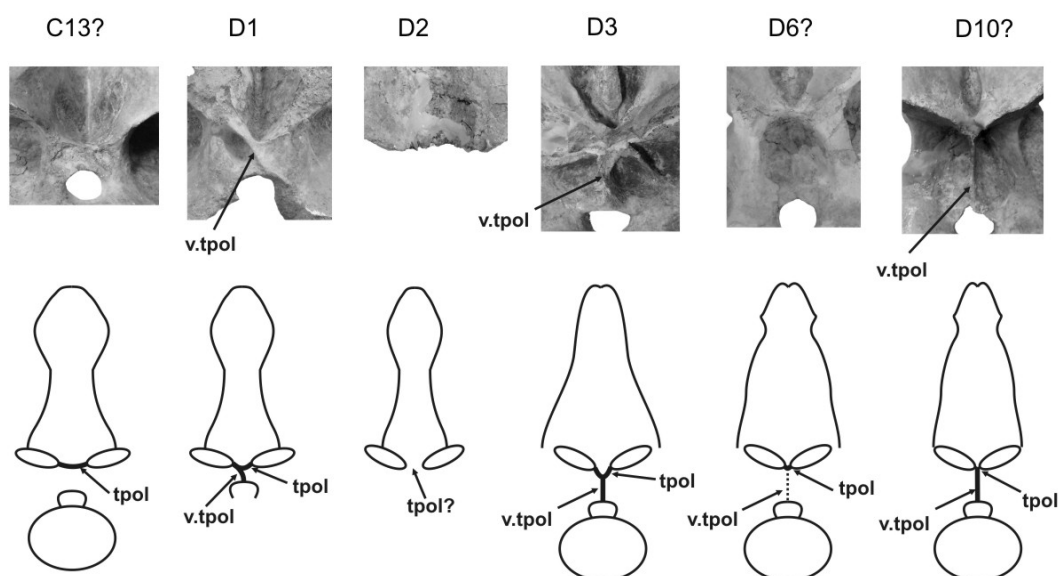


**Figura 51-** Desarrollo de la lámina postzigodiapofisial (podl) a lo largo de la serie vertebral en *Bonitasaura*. **Abreviaturas:** C, vértebra cervical; D, vértebra dorsal; di, diapófisis; podl, lámina postzigodiapofisial; poz, postzigapófisis. Sin escala. (Modificado de Gallina, *en prensa*).

Por definición, las podl conectan a las postzigapófisis con las diapófisis sobre las caras laterales de cada vértebra (Wilson, 1999b). En la cervical posterior de *Bonitasaura*, la podl se extiende oblicua desde la postzigapófisis a la diapófisis. En las vértebras dorsales 2 y 3, esta lámina se ubica en una posición similar, aunque algo elevada dorsalmente con respecto a las postzigapófisis. En la vértebra dorsal 3 se aprecia un cambio interesante; la podl se desconecta de las postzigapófisis y migra dorsalmente hacia la espina neural sobre su cara lateral. Esto es bien evidente sobre la cara derecha de esta vertebra. En la vértebra dorsal 6?, la parte posterior de la podl ahora constituye el principal aspecto lateral de la espina neural

y una incipiente lámina horizontal surge de la postzigapofisis apuntando hacia la diapófisis. En dorsal 10?, esta última lámina horizontal ocupa la ubicación original de la podl que se observaba en los elementos mas anteriores; de la postzigapófisis a la diapófisis.

Por otra parte, también se ilustra una transición interesante en las láminas intrapostzigapofisiales (tpol) a lo largo de la serie vertebral de *Bonitasaura*. Wilson (1999b: p. 647) define a las láminas intrapostzigapofisiales como *“the paired laminae originated on medial aspect of the postzygapophyses and project medially to meet on the midline above the posterior opening of neural canal”*. Este autor también remarcó *“the tpol’s may connect to the neural canal via a vertical strut”*, considerando esta estructura vertical como el resultado de la unión de las láminas pareadas. Apesteguía (2005) también reconoce un origen pareado para las tpol y una fusión posterior en una estructura vertical. Sin embargo, como se observa en *Bonitasaura*, *Rapetosaurus* (Curry Rogers, 2009) y *Mendozasaurus* (obs. pers.), ambas estructuras son diferentes en origen y por lo tanto, deben recibir un nombre diferente. El lugar clave para su reconocimiento es en la vertebras dorsales 1 o 2.



**Figura 52-** Desarrollo de la lámina intrapostzigapofisial (tpol) e intrapostzigapofisial vertical (v.tpol) a lo largo de la serie vertebral en *Bonitasaura*. **Abreviaturas:** C, vértebra cervical; D, vértebra dorsal; **tpol**, lámina intrapostzigapofisial; **v.tpol**, lámina intrapostzigapofisial vertical. Sin escala. (Modificado de Gallina, *en prensa*).

En la serie vertebral de *Bonitasaura*, ambas tpol convergen en la línea media sobre el canal neural de la última vértebra cervical, apuntando ligeramente hacia abajo. Desde la primera vértebra dorsal y hacia atrás a lo largo de la serie, surge un nuevo componente laminar en sentido vertical (aquí llamado v.tpol), uniéndose a la tpol mencionada anteriormente y recorriendo la línea media hasta alcanzar el borde dorsal del canal neural.

En la vértebra dorsal 1, la v.tpol es oblicua, surge desde la postzigapófisis izquierda y delimita a dos fosas triangulares a ambos lados. La tpol mantiene su morfología, pero muestra una forma de V más marcada. En la vértebra dorsal 2, la zona de la tpol no está preservada y se desconoce su desarrollo. En la vértebra dorsal 3, la tpol presenta forma de V conectando ambas postzigapófisis, mientras que se desarrolla una v.tpol bien vertical, delgada, de 4 cm de longitud. Mas atrás en la serie, en la vértebra dorsal 6?, se observa una tpol corta y horizontal. Sin embargo, la v.tpol no está preservada allí, aunque se observa una línea suave sobre su ubicación esperada. Por último, en la vértebra dorsal 10?, la tpol está prácticamente reducida, observándose una v.tpol muy delgada (2 mm de ancho) y larga (8 cm de longitud) que surge desde el borde dorsal del canal neural y alcanza el nivel de las postzigapófisis.

En las primeras dorsales tanto en *Bonitasaura* como en *Mendozasaurus*, una lámina bien desarrollada se extiende oblicuamente desde la cara medial de la postzigapófisis izquierda al borde dorsal del canal neural. El primer segmento (proximal a la postzigapófisis) se fusiona con el componente izquierdo de las tpol, pero un origen independiente es igualmente reconocible. Mientras que esta lámina vertical persiste hasta las vértebras dorsales posteriores en *Bonitasaura*, en *Rapetosaurus* persiste sólo hasta la mitad de la serie dorsal. Según lo propuesto por Apesteguía (2005), los hipósfenos son el resultado de la hipertrofia del sistema laminar incluyendo a las láminas intrapostzigapofisiales y a las láminas centropostzigapofisiales. En este sentido, la v.tpol sería, más precisamente, la

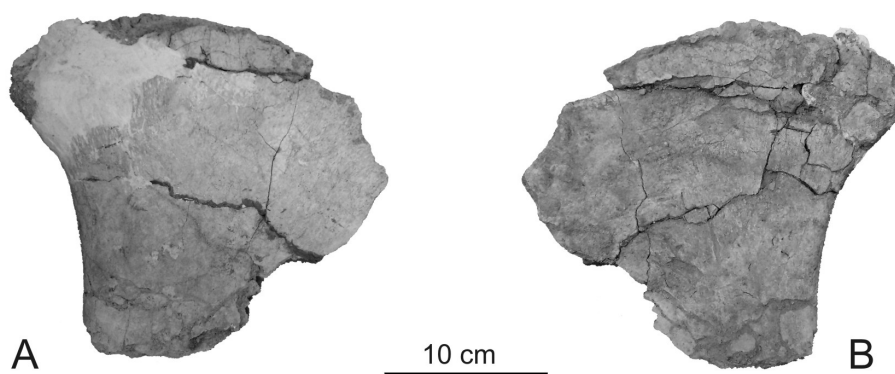
lámina que más contribuiría a la formación de estas estructuras de articulación accesorias en aquellos dinosaurios saurópodos que las presenten.

## **Osteología postcraneana - Esqueleto apendicular**

### **Cintura escapular**

#### *Placa esternal*

No se han podido recuperar elementos completos o casi completos que correspondan a placas esternales, aunque existen dos fragmentos planos, de unos 20 cm x 20 cm, que aquí se interpretan como partes de una placa esternal. Ambos segmentos presentan aproximadamente el mismo grosor, el cual varía entre 0,5 y 1 cm, alcanzando los 4 cm en un borde de uno de los fragmentos. Este último presenta algunas características que permiten su reconocimiento como la fracción anterior de una placa esternal derecha.



**Figura 53-** Fragmento de placa esternal derecha de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista posterior.

La característica más destacable es la marcada concavidad de uno de los bordes (el lateral), prefigurando la condición semilunar presente en todos los Titanosauria. A su vez, este borde se encuentra engrosado en toda su extensión, decreciendo su espesor medialmente. Este fragmento de placa esternal se



encuentra también muy engrosado en su borde anterior, en donde se ubicaría la superficie de articulación con el coracoides. Por otra parte, el segundo segmento sólo puede atribuirse a una placa esternal por su delgado espesor y amplia superficie.

## **Miembro anterior**

### *Húmero*

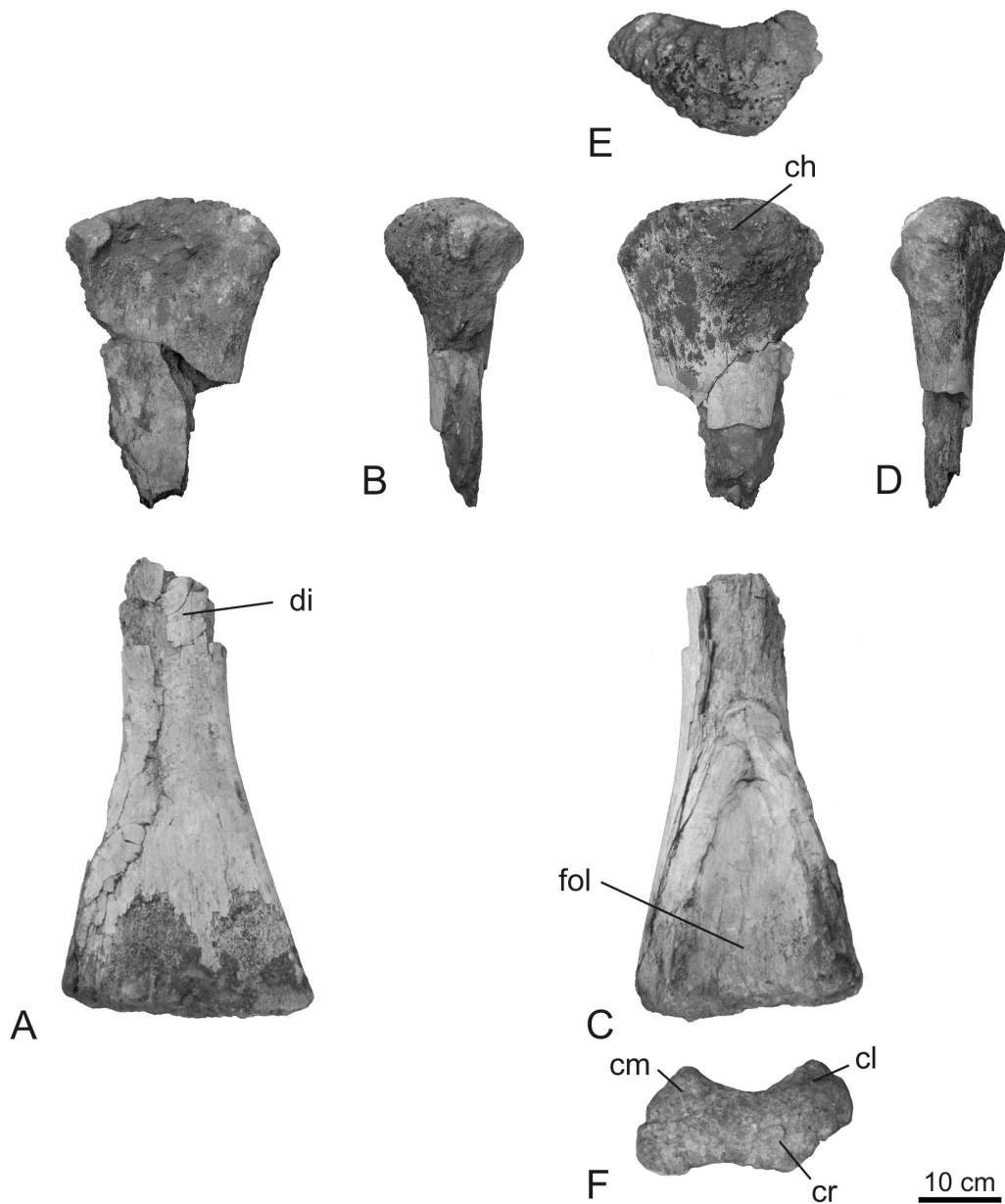
Se han recuperado dos fragmentos de húmero derecho que corresponden a un extremo proximal incompleto y a un extremo distal bastante completo. Sus dimensiones, comparables, hacen presumir que se trata de fragmentos de un mismo elemento.

El extremo proximal fue hallado a pocos metros de la excavación principal y muestra signos de intemperismo y líquenes adosados. Comprende un tercio del extremo en su parte medial. Las proporciones observadas permiten calcular un tamaño de húmero de aproximadamente la misma longitud que el de *Epachthosaurus*.

En vista anterior, el extremo proximal describe un arco con su punto más alto sobre la cabeza humeral, como el presente en *Rapetosaurus*, a diferencia de *Epachthosaurus* donde el extremo proximal es recto. La superficie anterior del hueso es marcadamente cóncava hacia el margen de la cresta deltoidea, la cual no se encuentra preservada. Sobre esta superficie y a unos 20 cm del margen dorsal, se observa una protuberancia circular parcialmente rugosa, presumiblemente una zona de inserción muscular.

En vista proximal presenta un perímetro triangular aplanado y una superficie muy rugosa. Asimismo, la cabeza humeral, superficie que articula con la cavidad glenoidea de la escápula-coracoides, se ubica centralmente, y apunta hacia arriba y atrás.

En vista posterior, la superficie es plana y se advierte el aspecto posterior de la cabeza humeral.



**Figura 54-** Húmero derecho de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista medial; **E**, vista proximal; **F**, vista distal. **Abreviaturas:** **ch**, cabeza humeral; **cm**, cóndilo medial; **cl**, cóndilo lateral; **cr**, cóndilo radial; **di**, diáfisis; **fol**, fosa olecraneana.

El extremo distal está prácticamente completo hasta un poco más de mitad de la diáfisis. Este segmento mide unos 52 centímetros de largo y 27 cm de ancho máximo en su parte distal. Como ocurre con el fragmento proximal descrito previamente, las dimensiones del extremo distal permiten equiparlo con el húmero de *Epachthosaurus*.

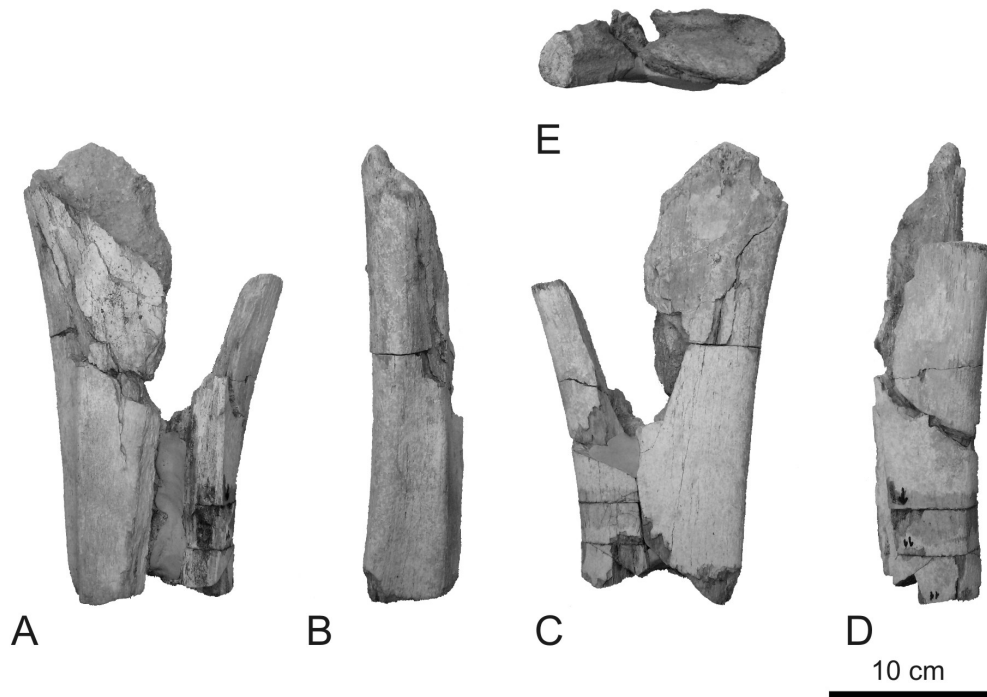
En vista anterior se observa una relación de 2 a 1 entre el ancho del extremo distal y el de la diáfisis, como se observa en *Epachthosaurus* y *Mendozasaurus*. El extremo distal es levemente convexo sobre esta vista, mientras que la superficie anterior se mantiene más bien plana. No se observa ninguna porción de la cresta deltopectoral, por lo que la misma habría tenido una longitud menor a la mitad total del húmero.

En vista posterior se evidencia una marcada fosa olecraneana que abarca aproximadamente un tercio de la longitud total del húmero. No se observan accidentes óseos o rugosidades sobre la superficie posterior del húmero que puedan atribuirse a inserciones de la musculatura braquial. Por su parte, en vista distal, el húmero describe una morfología irregular donde se pueden reconocer, hacia el borde posterior, los cóndilos lateral (generalmente mencionado como cóndilo radial) y medial (generalmente mencionado como cóndilo ulnar) (Bonnar, 2003; Wilhite, 2005). Ambos cóndilos contactan con la ulna. Por su parte, el cóndilo radial se ubica hacia el borde anterior. El cóndilo lateral presenta su margen lateral convexo, en tanto que el cóndilo medial presenta un margen medial recto dispuesto oblicuamente al eje anteroposterior. La fosa olecraneana se observa bien cóncava en esta vista. El cóndilo radial presenta lados más bien rectos, que se unen en un borde redondeado hacia la cara anterior del húmero.

### *Ulna*

Se preservó un fragmento de ulna izquierda que comprende aproximadamente un tercio de su longitud total. Si bien se trata de un fragmento bastante incompleto, su identidad como parte de la ulna se reconoce en el sector medio de la diáfisis, de una característica sección subcuadrangular. Además, aunque la parte más proximal está muy dañada, se observa un achatamiento general del hueso en sentido anteroposterior, tendiendo a una sección más triangular, como ocurre en los extremos proximales de las ulnas de otros saurópodos. La cara radial presenta una superficie plana a levemente cóncava donde se ubicaría el contacto con el radio. Hacia el margen anterolateral se desarrolla un borde longitudinal bien

marcado que limita con la superficie anterior. La superficie medial es plana en su parte distal, mientras que se va haciendo cóncava hacia el extremo proximal.



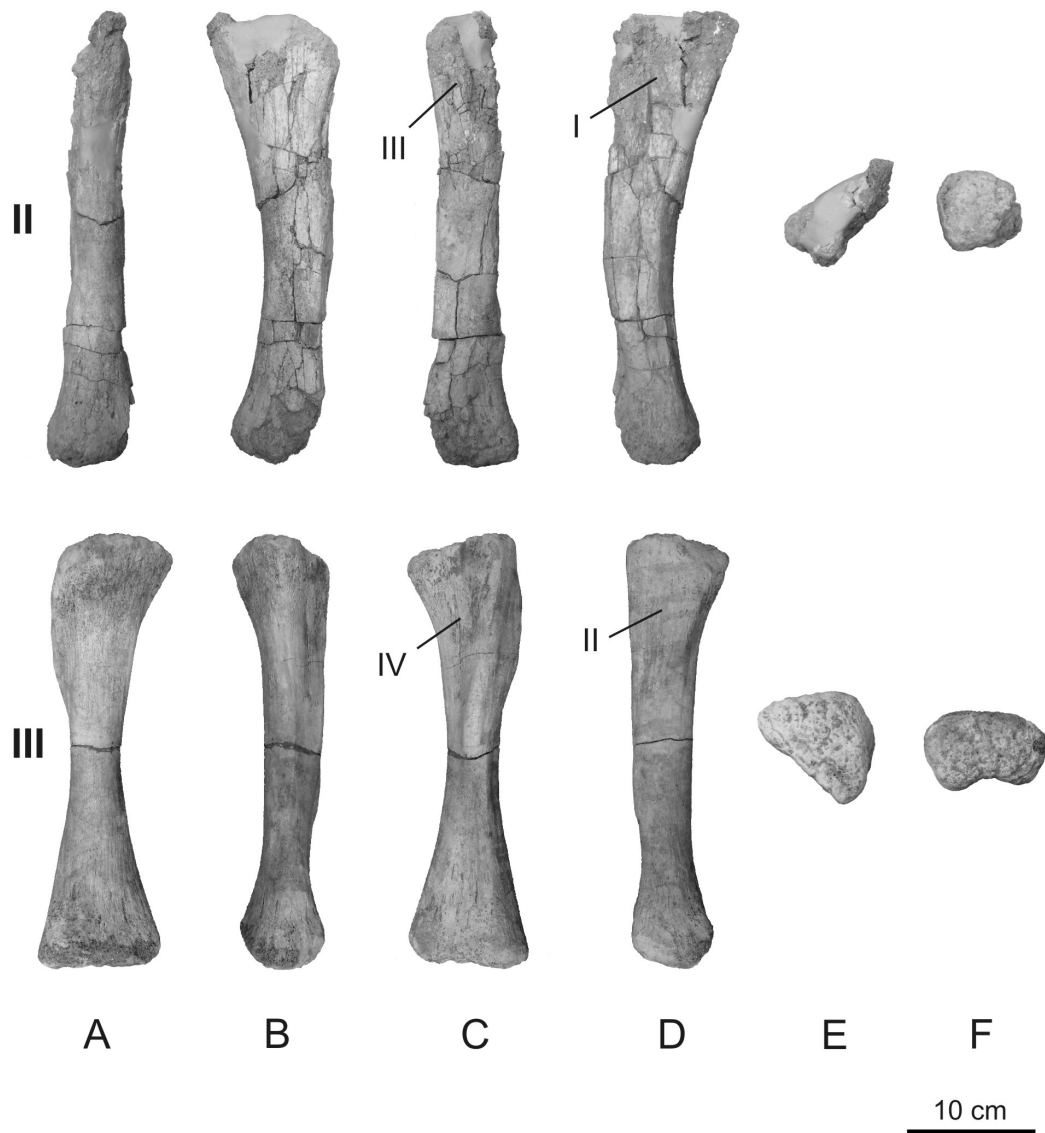
**Figura 55-** Fragmento de ulna izquierda de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista lateral; **B**, vista anterior; **C**, vista medial; **D**, vista posterior; **E**, vista proximal.

### *Metacarpo*

Se cuenta solamente con tres elementos que forman parte de los metacarpos; un metacarpiano II izquierdo, y ambos metacarpianos III aunque el derecho incompleto.

#### *Metacarpiano II*

El metacarpiano II izquierdo se encuentra completo, aunque bastante fracturado y aplastado en su extremo proximal. Además, su extremo distal presenta una leve torsión.



**Figura 56-** Metacarpianos II y III izquierdos de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista medial; **E**, vista proximal; **F**, vista distal. **Abreviaturas:** **II**, metacarpiano II; **III**, metacarpiano III; **I-IV**, superficies de contacto con los metacarpianos I a IV.

Es un elemento bastante grácil, ensanchado ligeramente en su extremo proximal, de longitud comparable a los de *Epachthosaurus*, cf. *Laplatasaurus* (MACN 6804b) y *Opisthocoelicaudia*. Los dos tercios proximales se mantienen con una sección mayoritariamente triangular, en tanto el tercio distal posee una sección subcuadrangular. Se reconocen dos zonas triangulares de articulación proximal con

los metacarpianos I y III en el tercio superior de este elemento. La primera se dispone posteromedialmente y es levemente cóncava, mientras que la segunda se orienta lateralmente. Sin embargo, al encontrarse el extremo aplastado, esta última zona de articulación con el metacarpiano III está bastante reducida anteroposteriormente. Por la misma causa, en vista proximal, la característica sección triangular se encuentra muy modificada.

En el sector mediodistal de este metacarpiano, las caras posterior y lateral son más bien planas, separadas por bordes angulosos bien marcados. En cambio, las caras anterior y medial se unen en una única superficie redondeada. En vista distal, la forma arriñonada particular que caracteriza a los extremos distales de los metacarpianos se observa parcialmente; sólo se preservó la mitad posteromedial. Sin embargo, su superficie plana y rugosa bien definida permite asegurar la ausencia de falanges articulando con este elemento en vida, como sucede en otros titanosaurios derivados.

Hacia la mitad de la diáfisis, justo donde confluyen las superficies de contacto proximal con los metacarpianos I y III, se observa una protuberancia longitudinal y rugosa que presumiblemente representa la zona de inserción para la musculatura flexora de la mano. Complementándose con esta última, se observa otra zona de inserción muscular, en este caso más circular, por debajo del vértice de la zona de contacto con el metacarpiano III.

### *Metacarpiano III*

Se cuenta con dos restos atribuibles a metacarpianos III, uno izquierdo completo y uno derecho incompleto, ambos en estado de preservación excepcional. Como ocurría con el II, el metacarpiano III es bastante grácil aunque un poco más corto. Su longitud es equiparable a los de otros titanosaurios como *Epachthosaurus* y *Opisthocoelicaudia*. Sin embargo, tanto en *Epachthosaurus* como en *Opisthocoelicaudia* (en especial en este último), el metacarpiano III es mucho más robusto que en *Bonitasaura*. Presenta una sección triangular a lo largo de toda su longitud, con excepción de la última porción distal donde se hace más cuadrangular.

En vista proximal, el extremo presenta un perímetro triangular con dos lados formando un ángulo recto. Estos lados se corresponden con las caras anterior y medial, las que articulan con el metacarpiano II.

En vista anterior se observan los extremos proximal y distal ensanchados con respecto a la diáfisis en relación 2:1. Mientras que el borde distal se mantiene recto en esta vista, el proximal comienza recto y se hace curvo fuertemente en sentido lateromedial. La superficie anterior del metacarpiano es levemente cóncava y lisa.

En vista lateral sólo puede advertirse el borde que delimita la superficie anterior con el área de contacto proximal con el metacarpiano IV, el cual se mantiene recto a lo largo de todo el elemento.

En vista posterior se observan las zonas de contacto con los metacarpianos II y IV, ambas triangulares con su ápice más agudo confluyendo hacia la zona media de la diáfisis. La primera tiene una superficie mayor y es más bien plana. Por su parte, la segunda es bastante convexa, sobre todo en su mitad proximal. Por debajo del borde que delimita ambas superficies de contacto, se desarrolla una cresta longitudinal conspicua de unos 4 cm de longitud que representa una importante zona de inserción para la musculatura flexora manual. El tercio distal presenta una superficie triangular amplia y cóncava, limitada por dos rebordes verticales que terminan en dos cóndilos, a diferencia de lo observado en *Epachthosaurus* y *Chubutisaurus*, donde estos rebordes pasan por un escalón antes de llegar a los mismos. Tanto el reborde como el cóndilo medial son más pronunciados que los laterales.

En vista medial se observa la superficie de articulación con el metacarpiano II la que forma un triángulo rectángulo de bajo grado, con su hipotenusa describiendo una cresta diagonal bien marcada. Por debajo de esta zona, a la altura media de la diáfisis, la superficie del hueso se vuelve levemente cóncava y se ensancha, pasando a una quilla longitudinal media que se disipa hacia el margen distal.

En vista distal, el metacarpiano III presenta un perímetro arriñonado con su lado cóncavo dirigido hacia atrás. La superficie del extremo distal es plana y bien rugosa, como sucede en el metacarpiano II y en los metacarpianos de otros

titanosaurios derivados. Sin embargo, se observa una superficie levemente convexa que se proyecta anteriormente a todo lo ancho de la epífisis, lo que presupone la presencia de algún elemento distal reducido (cartilaginoso u osificado) como ocurre en el metacarpiano IV de *Epachthosaurus* (Martínez *et al.*, 2004).

## **Cintura pélvica**

### *Isquion*

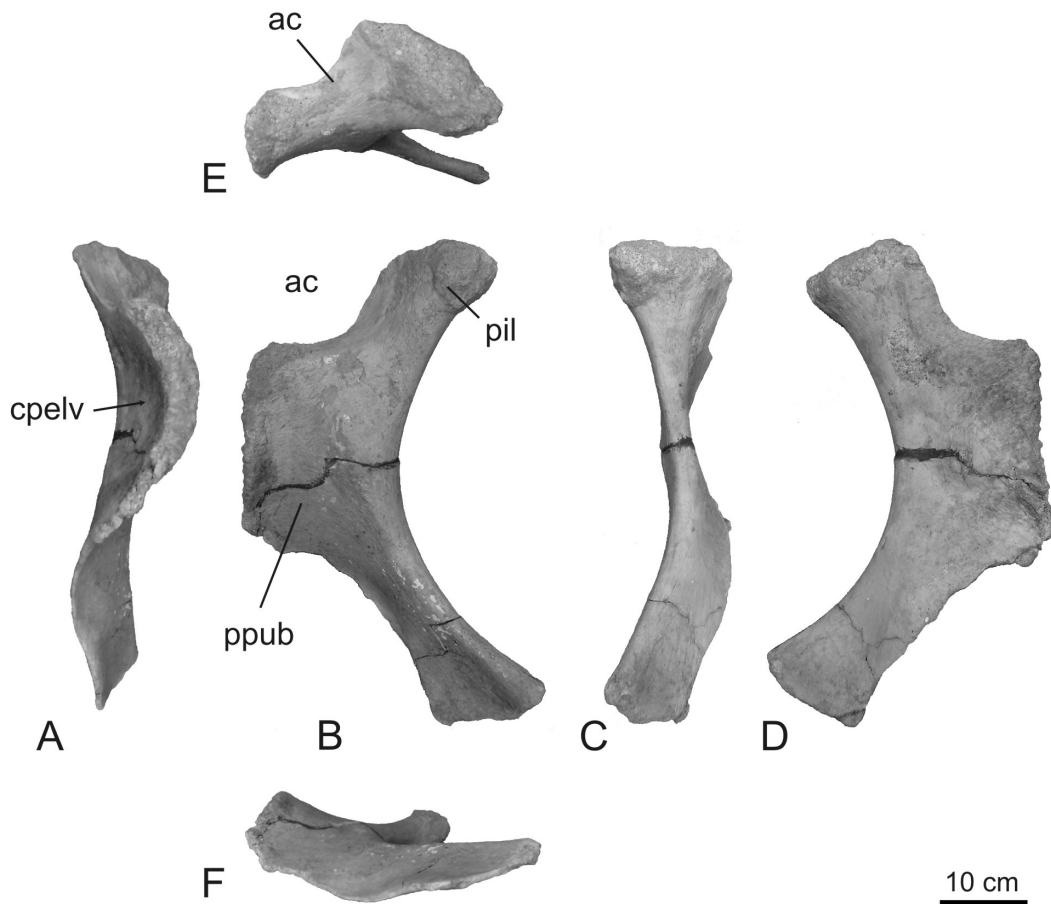
El isquion izquierdo se encuentra completo, incluyendo las superficies de articulación con los otros elementos de la cintura pélvica bien preservados. Es un hueso mayormente plano, en forma de medialuna, anteroposteriormente corto y dorsoventralmente alargado. Sus proporciones generales lo asemejan a los de otros titanosaurios como *Aeolosaurus*, *Alamosaurus*, *Rinconsaurus* y, en menor medida, al de *Muyelensaurus*. En tal sentido, presenta un pedicelo ilíaco ancho y corto en relación a la extensión del contacto con el pubis sobre el pedicelo púbico, y un proceso distal prácticamente de igual longitud al mismo contacto mencionado. Además, el ancho anteroposterior medido sobre el pedicelo púbico duplica el ancho tanto del pedicelo ilíaco como del proceso distal, a diferencia de lo observado en *Rapetosaurus* y en los saltosaurinos *Neuquensaurus*, *Rocasaurus* y *Saltasaurus*, donde el proceso distal está más expandido en ese sentido.

En vista anterior se observa que la superficie de articulación con el pubis es curva y alargada en sentido dorsoventral. Esta superficie está engrosada en su parte dorsal, y se afina gradualmente hasta su borde ventral. El pedicelo ilíaco se dirige hacia arriba y presenta su cara anterior cóncava, formando esta última parte del acetábulo. En cambio, el proceso distal se dirige ventralmente sobre el plano general del hueso, aunque levemente rotado medialmente. Asimismo, la sección del proceso distal aumenta su grosor en sentido anteroposterior.

En vista lateral se advierte el borde del pedicelo púbico recto, y su contraparte posterior marcadamente cóncava. Hacia este borde posterior, y a una altura media, se observa una protuberancia bien conspicua, rugosa, para la inserción de musculatura flexora del miembro posterior. Otras zonas de inserción



tenues se pueden discriminar en esta vista, pero serán analizadas oportunamente en la sección de reconstrucción muscular.



**Figura 57-** Isquion izquierdo de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista medial; **E**, vista dorsal; **F**, vista ventral. **Abreviaturas:** **ac**, acetábulo; **cpelv**, canal pélvico; **pil**, pedicelo ilíaco; **ppub**, pedicelo púbico.

En vista posterior se observa el reborde posterior del isquion engrosado en toda su longitud, en gran parte recto y haciéndose curvo distalmente y proyectándose hacia afuera. Como producto de esta curvatura, la superficie medial del proceso distal se reorienta en sentido más posteromedial.

En vista medial es notoria la concavidad marcada que presenta la región del canal pélvico en la que participa el isquion. En la base del pedicelo ilíaco, y hacia el borde posterior, se observa una depresión ovoidal que se interpreta como una

superficie de anclaje de musculatura extensora de la zona proximal del miembro posterior.

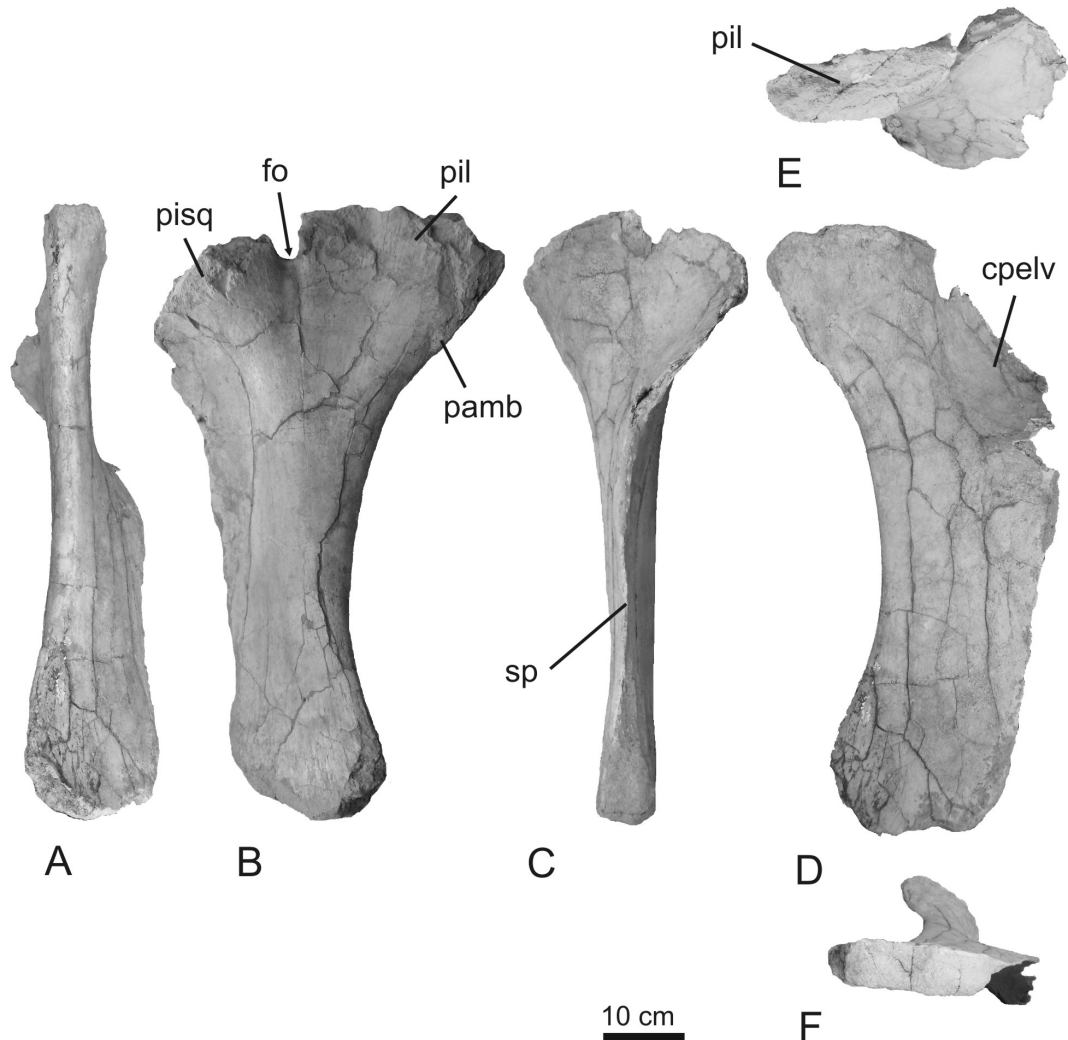
### *Pubis*

Se preservó el pubis derecho completo. Como ocurre con el isquion, el pubis es un hueso bastante plano, alargado próximodistalmente y comprimido lateralmente, que articula dorsalmente con el ilion y posteriormente con el isquion. Ambos contactos de articulación están bien representados. El pubis está mayormente engrosado hacia dichos contactos de articulación a lo largo de todo el borde anterior, y en su extremo distal. Por el contrario, la lámina se afina en dirección al margen posteromedial y hacia la sínfisis púbica. La superficie de articulación con el ilion es alargada y recta, a diferencia del contacto con el isquion el cual se curva con su lado cóncavo hacia la cara medial.

En vista anterior el borde del pubis se mantiene recto, engrosado en toda su longitud, representando el eje más sólido del hueso. En esta vista se observa cómo la lámina que conforma la totalidad del pubis rota desde una orientación lateral en su parte proximal hacia una orientación netamente medial en su zona distal.

En vista lateral el pubis presenta su sector más ancho en la zona proximal en la cual se encuentran los contactos con los otros huesos de la cintura y una porción bastante pequeña de aporte al acetábulo. La morfología general es muy similar a la presente en otros titanosaurios, como *Aeolosaurus*, *Argyrosaurus*, *Futalognkosaurus* y *Rapetosaurus*, excepto porque en todos estos taxones el foramen obturador se encuentra cerrado. En esta vista se pueden definir dos planos principales separados por un eje longitudinal; uno anterior y otro posterior. El primero es estrictamente lateral, mientras que el segundo se orienta mayormente en dirección lateroventral. Estas zonas son amplias superficies de inserción de musculatura. El proceso *ambiens* está reducido como en todos los macronarios, aunque se advierte como una estructura rugosa y positiva. Sobre el borde del contacto con el isquion se ubica el foramen obturador, alargado próximodistalmente y abierto parcialmente. Este foramen perfora el hueso

irregularmente presentando caras cóncavas y escalonamientos internamente. El borde anterior es curvo y distalmente forma un ángulo recto con el extremo distal, como en *Argyrosaurus*.



**Figura 58-** Pubis derecho de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista medial; **E**, vista dorsal; **F**, vista ventral. **Abreviaturas:** **cpelv**, canal pélvico; **fo**, foramen obturador; **pamb**, proceso *ambiens*; **pil**, pedicelo ilíaco; **pisq**, pedicelo isquiático; **sp**, sínfisis pélvica.

En vista medial el pubis presenta una superficie más bien plana con excepción del área que incluye al contacto con el isquion la cual es cóncava marcadamente. Dicha área formaría parte del canal pélvico que se continúa con el aporte del isquion previamente mencionado.

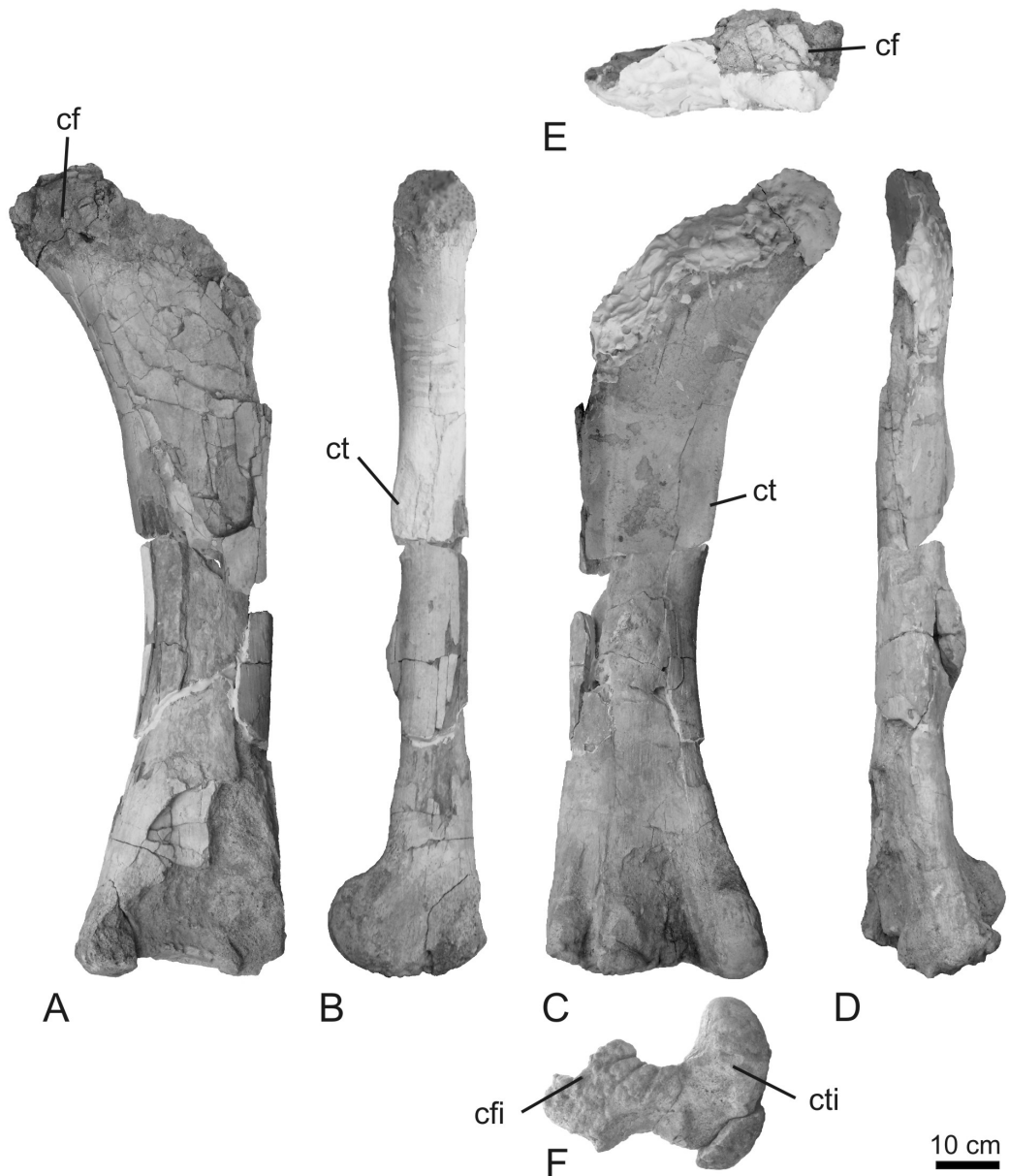
Finalmente, en vista posterior, se observa un borde posterior bien sigmoideo como es típico de los saurópodos. El tercio superior comprende la superficie de contacto con el isquion, la cual es curva y robusta, principalmente en su zona central. Por debajo de esta zona la lámina del pubis se afina notablemente hasta un grosor milimétrico a lo largo de toda su extensión, a excepción de un pequeño segmento en la zona media que correspondería a la sínfisis púbica, por donde contacta con su contralateral.

### **Miembro posterior**

#### *Fémur*

El fémur izquierdo está prácticamente completo con excepción del sector que comprende al trocánter mayor, el cual está mal preservado, por lo que no pueden reconocerse sus límites exactos. Este sector se encontraba completamente expuesto al momento del hallazgo. El fémur de *Bonitasaura* es un elemento columnar y bastante grácil, como se reconoce en la gran mayoría de los titanosaurios. Una cierta curvatura medial en su mitad proximal sugiere la postura de trocha ancha (*wide-gauge*) de los miembros, ampliamente reconocida en los titanosaurios. La diáfisis presenta una sección ovoidal, corta anteroposteriormente en relación a su desarrollo lateromedial. Los extremos proximal y distal se expanden transversalmente, aunque la constricción observada a mitad de la diáfisis no es tan marcada como en *Rapetosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Rinconsaurus* y *Magyarosaurus*.

En vista anterior se observa que la superficie está bastante dañada, sobre todo en el sector proximal, en el cual se evidencia cierta compresión causada presumiblemente por la carga litostática. Sin embargo, el sector de la cabeza femoral ha preservado gran parte de su morfología, en la cual se advierte su orientación dorsomedial como en otros titanosaurios con excepción de *Neuquensaurus* (Otero, 2010). Sin embargo, no es posible deducir el grado de desarrollo del abultamiento lateral que caracteriza a los miembros del clado Titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997).



**Figura 59-** Fémur izquierdo de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista medial; **C**, vista posterior; **D**, vista lateral; **E**, vista proximal; **F**, vista distal. **Abreviaturas:** **cf**, cabeza femoral; **cfi**, cóndilo fibular; **ct**, cuarto trocánter; **cti**, cóndilo tibial.

En el mismo sentido, no es posible reconocer la *linea intermuscularis cranialis*, una suerte de tenue cresta longitudinal relacionada con la disposición de los músculos extensores femorales, la cual está bien documentada en los titanosaurios saltosaurinos (Otero y Vizcaíno, 2008). El borde medial es

marcadamente curvo en contraposición al lateral que se mantiene recto en casi toda su longitud.

En vista medial el fémur es recto en toda su longitud, manteniendo sus lados bastante paralelos. Debido a la mala preservación, no puede advertirse el grado de amplitud anteroposterior de la cabeza femoral en el extremo proximal. Contrariamente, en el extremo distal, el cóndilo tibial está bien preservado, ocasionando un marcado ensanchamiento en sentido anteroposterior, que duplica el ancho de la diáfisis. El cóndilo es bastante circular y se dirige en sentido ventral y posterior preferencialmente. El cuarto trocánter es elongado, está bien marcado y se apoya sobre la superficie medial y posterior. Su superficie es marcadamente rugosa. Cabe destacar la presencia de una patología por debajo del cuarto trocánter la cual se desarrolla fundamentalmente como una estructura positiva sobre el aspecto posterior del fémur.

En vista posterior la superficie ósea está bien preservada, con excepción del margen dorsolateral del extremo proximal, por lo que pueden advertirse gran parte de sus características externas. La superficie es bastante plana hasta la mitad de la diáfisis, donde se advierte la gran estructura circular (de 10 cm de diámetro aproximadamente) y rugosa antes mencionada que evidencia una paleopatología. Si bien se reconoce en el tercio proximal del fémur una superficie que inclina hacia el borde lateral, la misma no está tan desarrollada como en *Rapetosaurus* y en *Neuquensaurus*. Esta cara muestra un buen desarrollo del cuarto trocánter, así como también de una pequeña concavidad circular, rugosa, que se localiza lateralmente a éste; ambos representan áreas de inserción muscular (ver Capítulo VII).

En el extremo distal, el cóndilo tibial está bien desarrollado, presentándose como un único elemento bien conspicuo de ubicación medial. Por su parte, el cóndilo fibular, que se desarrolla sobre el margen lateral, está más reducido y presenta un sector medial y uno lateral de menor tamaño. Los cóndilos tibial y fibular limitan una superficie cóncava bien marcada.

En vista lateral, puede apreciarse el diferencial desarrollo anteroposterior que se da entre el cóndilo tibial y el cóndilo fibular, éste último de mucho menor tamaño. En vista distal, el fémur presenta una superficie muy rugosa y un contorno irregular. Los cóndilos tibial y fibular se encuentran orientados en sentido posteromedial.

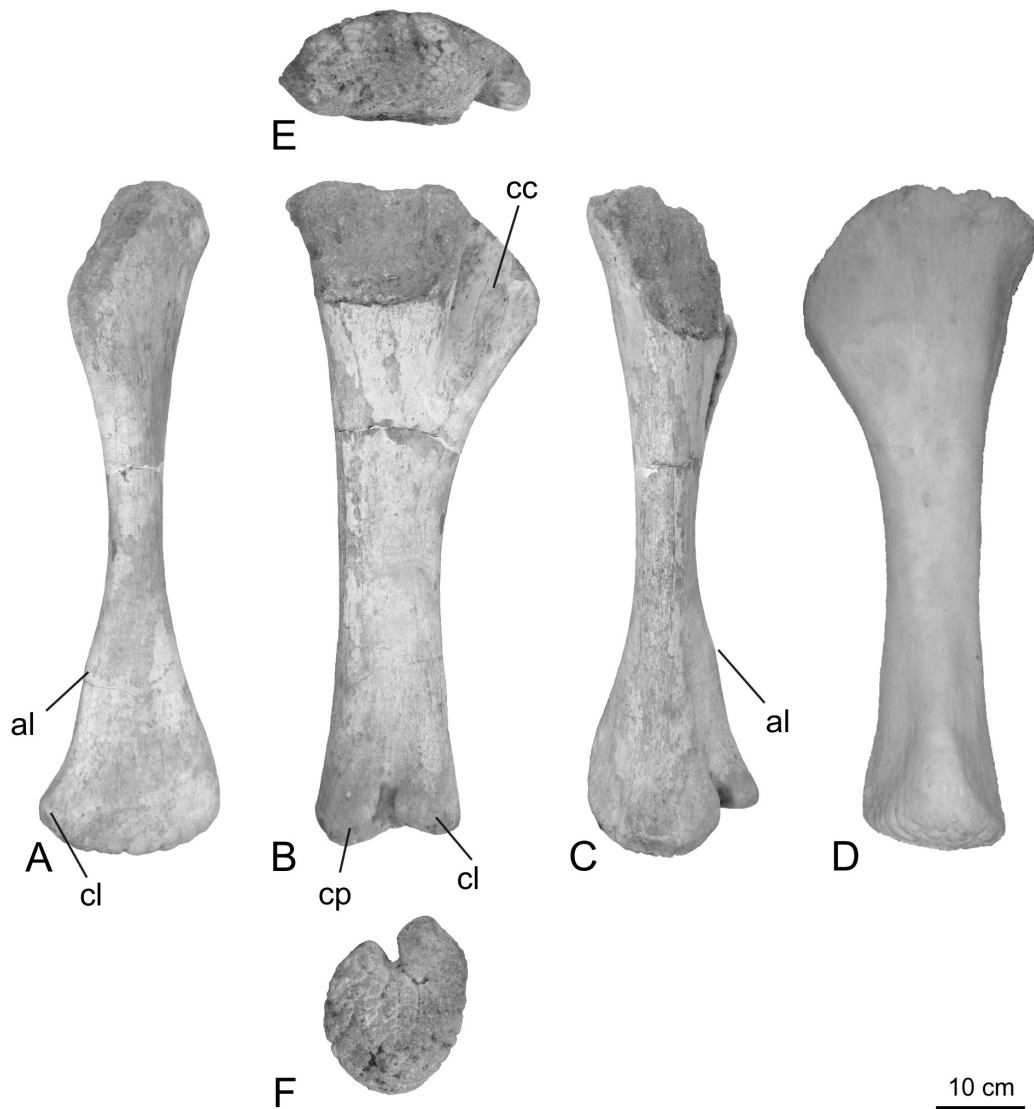
### *Tibia*

Se cuenta con la tibia derecha completa, levemente dañada en la cara lateral de su extremo proximal. Es un hueso bastante alargado, expandido proximalmente en sentido anteroposterior. La diáfisis se angosta hacia el extremo distal y va rotando, pasando a un extremo expandido lateromedialmente pero en menor grado que el proximal, como ocurre en otros titanosaurios. Por sus proporciones y aspecto grácil, la tibia de *Bonitasaura* puede compararse con las de *Aeolosaurus*, *Antarctosaurus*, *Gondwanatitan*, *Laplatasaurus*, *Mendozasaurus* y *Rapetosaurus*; siendo muy diferente a las de los saltosaurinos que son más cortas y robustas. En el extremo distal se ubican dos cóndilos bien marcados, uno lateral que contacta a la ulna lateralmente y al proceso ascendente del astrágalo ventralmente, y otro posterior de menor desarrollo.

El extremo proximal es ovoidal y alargado, con la cresta cnemial proyectándose en la zona media del borde anterior, y dirigida lateralmente. La superficie de contacto con el fémur es plana y sumamente rugosa, cayendo bruscamente hacia la cresta cnemial. El borde medial es curvo, en tanto el lateral no puede advertirse por su mala preservación.

En vista anterior se observa la cresta cnemial levemente dirigida hacia la cara lateral. La superficie anteromedial de la cresta es rugosa, situación esperable para una zona de importante inserción muscular como lo es esta estructura. El ancho mínimo de la diáfisis se ubica a media altura de la misma, ya que la tibia se expande notablemente hacia las epífisis, especialmente la distal. El borde de ese extremo es curvo, con sus lados lateral y medial prácticamente rectos. La superficie anterior del extremo distal es triangular y mayormente plana. Sobre el flanco lateral

se observa un abultamiento elongado que no pudo ser reconocido en otros taxones y que representaría una autapomorfía de *Bonitasaura*.



**Figura 60-** Tibia derecha de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista medial; **E**, vista proximal; **F**, vista distal. **Abreviaturas:** al, abultamiento longitudinal; cc, cresta cnemial; cl, cóndilo lateral; cp, cóndilo posterior.

En vista lateral se advierte el borde proximal bien recto y horizontal en la zona de articulación con el fémur, y bien curvo y dirigido hacia abajo sobre la cresta cnemial. El borde posterior es más bien recto y el anterior fuertemente curvo. La cresta cnemial tiene una superficie cóncava bien profunda con una cara interna vertical hacia el lado posterior. La superficie de la diáfisis es plana hasta llegar al



abultamiento sobre el lado anterior, donde acompaña a la torsión natural de la tibia y apunta más hacia el lado posterior. El cóndilo lateral es bien notorio en esta vista, proyectándose levemente hacia arriba y quedando por encima del nivel del cóndilo posterior. Entre ambos cóndilos se ubica un surco bien profundo, utilizado como pivote por la musculatura flexora y extensora del pie.

En vista posterior puede advertirse el borde lateral de la cresta cnemial. Distalmente el cóndilo posterior es bajo y redondeado, mientras que el cóndilo lateral se proyecta mucho más lateralmente y en forma más aguzada, lo que otorga un mayor desarrollo en profundidad al surco entre ambos cóndilos. La curvatura del extremo distal es mucho más marcada en esta vista e incluye parte del borde medial.

En vista medial, la tibia presenta una superficie bastante plana en su mitad proximal, extendiéndose apenas hacia la mitad distal. Luego de este punto, esa superficie se divide en dos superficies triangulares bien marcadas que se unen distalmente en un borde rugoso y vertical. Dichas superficies apuntan anterior y posteriormente, y con un ángulo de 55° entre ambas.

Distalmente, la tibia está expandida en sentido transversal presentando un contorno ovoidal y una superficie muy rugosa la cual contacta con el astrágalo. El borde posterior presenta una curvatura mayor que el anterior, el cual en gran medida se mantiene recto. El cóndilo posterior es pequeño con relación al lateral, que lo duplica en tamaño. Se observa con claridad el surco entre ambos cóndilos, bien profundo, que apunta en sentido lateral y levemente posterior.

### *Fíbula*

Se cuenta con dos porciones de fíbula, una porción proximal izquierda completa hasta la mitad de la diáfisis, y una porción bien preservada que comprende el tercio distal de la fíbula derecha. Las proporciones de ambos segmentos son equiparables, por lo que se presume pertenecerían al mismo ejemplar. A modo meramente descriptivo serán analizadas y representadas como pertenecientes a un mismo elemento. La fíbula es un hueso sumamente grácil,

expandido en sus epífisis, principalmente la proximal pero en menor medida que la tibia. Mantiene una sección triangular en toda su longitud, aunque aplanada en su epífisis proximal. Aunque diferentes en tamaños absolutos, la fíbula es muy similar a la de *Laplatasaurus*, *Antarctosaurus* y *Uberabatitan*. Las fíbulas de *Malawisaurus* y *Rapetosaurus* son mucho más esbeltas y están menos expandidas proximalmente.

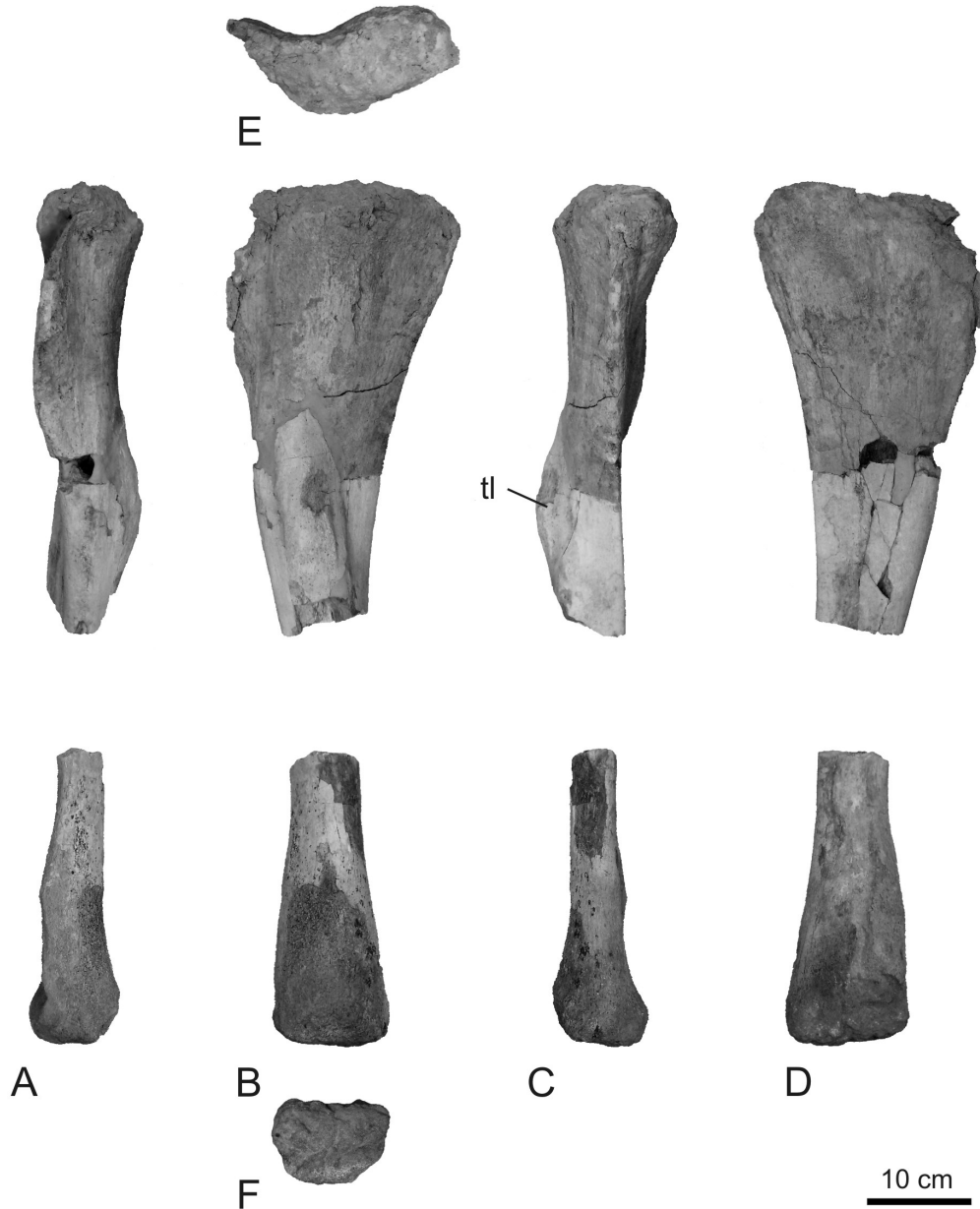
En vista proximal el contorno de la fíbula es sigmoideo, con un notable adelgazamiento hacia el margen anterior, donde se forma un “ala” que apoya medialmente en la cresta cnemial de la tibia. El borde medial es cóncavo en su zona media, donde articula con la tibia. El borde lateral es convexo en su mitad posterior y cóncavo en su tercio anterior. La superficie proximal es levemente convexa y marcadamente rugosa en relación a su contacto con el cóndilo fibular del fémur.

En vista anterior, la fíbula es recta con excepción del “ala” anterior que se curva hacia el borde medial, ocupando un cuarto de la longitud total. Por debajo del “ala” anterior y sobre el borde lateral se observa el trocánter lateral bien marcado con una extensión aproximada de 8 cm. El extremo distal es curvo hacia el margen lateral y recto hacia el medial.

En vista lateral se observa que el borde anterior se mantiene recto en toda su longitud, mientras que el borde posterior es levemente curvo. Por su parte, el margen proximal es mayormente recto, curvándose fuertemente sobre el “ala” anterior. Dicha estructura presenta una superficie cóncava, triangular, y alargada proximodistalmente. El trocánter lateral es único, alargado y de posición vertical, a diferencia de *Laplatasaurus*, donde se expresa como dos protuberancias bien separadas (carácter diagnóstico de *Laplatasaurus*), y de *Antarctosaurus* y *Epachthosaurus*, donde es una estructura compuesta por dos protuberancias verticales y alargadas, en contacto lateralmente. Por detrás del trocánter lateral, la superficie de la fíbula cae abruptamente hacia el margen posterior, formando un área levemente cóncava que difiere de la fuerte concavidad presente en *Uberabatitan*.

En vista posterior se observa el borde medial bien recto y el lateral en dos sectores levemente curvos que son separados por el trocánter lateral, que se

proyecta hacia afuera. Por detrás del borde medial, en el extremo proximal, se observa el desarrollo de una protuberancia medial que, en posición, habría contactado con la cara lateral de la tibia.



**Figura 61-** Fíbula izquierda de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460) (el extremo distal es el derecho invertido). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista medial; **E**, vista proximal; **F**, vista distal. **Abreviaturas:** tl, trocánter lateral.

Medialmente, la superficie es plana a lo largo de toda la diáfisis y gran parte de las epífisis. Sobre la epífisis proximal se ubica una protuberancia triangular hacia

el margen posterior. Dicha estructura limita anteriormente con un reborde oblicuo. Sobre el segmento más distal se desarrolla un área cóncava subcircular donde se apoya el cóndilo lateral de la tibia. Por debajo de esta zona cóncava se ubica la superficie de contacto para el astrágalo, la cual es plana y alargada anteroposteriormente.

En vista distal la fíbula presenta un contorno subtriangular, con su lado mayor sobre el margen medial, y una superficie sumamente rugosa dispuesta en un plano.

### *Astrágalo*

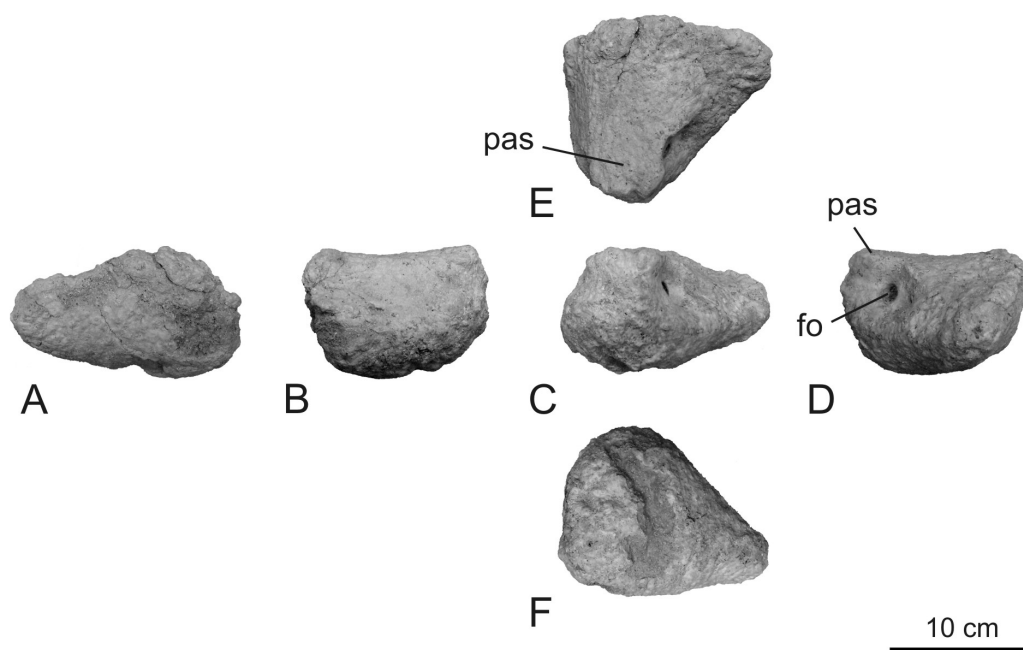
Se han preservado ambos astrágalos, prácticamente completos, aunque el astrágalo derecho presenta signos de intemperismo y su extremo medial roto. La morfología general, piramidal y con el extremo anteromedial aguzado, es muy similar a la presente en otros neosaurópodos como *Apatosaurus*, *Camarasaurus*, *Epachthosaurus*, *Opisthocoelicaudia*, *Uberabatitan* y *Neuquensaurus*.

En vista anterior los astrágalos son triangulares, con el margen dorsal y lateral prácticamente planos y el margen ventral curvo. Toda la superficie es sumamente rugosa. Por detrás se observa el contorno dorsal del proceso ascendente sobre la misma superficie dorsal plana.

En vista lateral se observa un perímetro subcuadrangular, con el margen dorsal plano y el resto levemente curvo. Sobre esta cara se desarrolla la superficie de contacto con la fíbula, que es plana y abarca casi toda el área expuesta. El proceso ascendente presenta un borde agudo dirigido hacia arriba.

En vista posterior el astrágalo se aguza y presenta una superficie sumamente reducida y algo rugosa, a diferencia de lo observado en *Camarasaurus* donde dicha superficie es cóncava y lisa. Sobre la cara medial se advierte una fosa indivisa con un foramen profundo, como en *Opisthocoelicaudia* y *Neuquensaurus*, diferente a la fosa dividida por una cresta que se presenta en macronarios basales y diplodocoideos.

En vista medial, la superficie dorsal, plana, cae hasta finalizar en el proceso medial, que se orienta oblicuamente. El borde anterior es plano en su sector proximal, y se curva distalmente en una línea continua con el margen distal. La fosa y el foramen medial, ubicados en la mitad posterior del astrágalo, son bien evidentes sobre esta vista.



**Figura 62-** Astrágalo izquierdo de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). **A**, vista anterior; **B**, vista lateral; **C**, vista posterior; **D**, vista medial; **E**, vista proximal; **F**, vista distal. **Abreviaturas:** **fo**, foramen medial; **pas**, proceso ascendente.

En vista proximal el astrágalo presenta un perímetro triangular, con sus lados lateral y anterior formando un ángulo de prácticamente 90°. Si bien la cara proximal es plana, se observan dos líneas que la separan de las caras lateral y medial, las cuales caen hacia sus respectivos lados. Sobre el lado izquierdo del proceso ascendente se observa parte de la fosa y foramen medial. Finalmente, la vista distal muestra una superficie rugosa y fuertemente convexa, área de contacto para las superficies proximales de al menos los metatarsianos II y III.

*Metatarso*

Se han recuperado nueve metatarsianos, con al menos un representante de cada metatarsiano lo cual permite reconstruir, al menos, el sector proximal del pie completo. En tal sentido se cuenta con ambos metatarsianos I, ambos metatarsianos II, un metatarsiano III izquierdo, un metatarsiano IV derecho, y tres metatarsianos V (ambos del ejemplar holotípico y otro metatarsiano V derecho hallado en cercanías de la excavación, con una morfología y tamaño comparables). A diferencia de lo ocurrido con el metacarpo, el metatarso es asimétrico en vista dorsal, con los metatarsianos III y IV más largos que el resto (ver González Riga *et al.*, 2008, para la morfología de un metatarso de titanosaurio articulado). Asimismo, la reconstrucción de la disposición de los metatarsianos en vista proximal, solapados y alineados (sólo con una tenue curvatura), también difiere mucho de la morfología tubular o cilíndrica que se desarrolla en el autopodio del miembro anterior de los titanosarios.

*Metatarsiano I*

El metatarsiano I izquierdo está completo y bien preservado. Es un elemento subcuadrangular, robusto y corto, el cual presenta una fuerte torsión longitudinal. De esta manera los extremos proximal y distal orientan sus ejes mayores a unos 70 grados entre ellos. Proximalmente presenta un contorno subtriangular con el margen medial curvo y una superficie plana y rugosa.

En vista dorsal el metatarsiano I es angosto proximalmente y se ensancha distalmente con una proyección mayor hacia el borde lateral. El borde proximal es plano mientras que el distal es sigmoideo y convexo. La superficie anterior es lisa y levemente cóncava, como así también los márgenes lateral y medial, aunque más pronunciados. No se observa ninguna cresta longitudinal en relación a la musculatura extensora del pie. Se observa un pequeño desarrollo de la superficie distal que apunta anteromedialmente.

En vista lateral se observa que el hueso se expande proximalmente, reduciéndose hacia el extremo distal. La superficie medial se encuentra dividida en

dos áreas triangulares por la presencia de una cresta gruesa que se dispone oblicuamente. El segmento proximal de dicha cresta es más conspicuo con un mayor desarrollo medial. El triángulo mayor, con su base sobre el borde proximal, representa la superficie de contacto proximal con el metatarsiano II. Distalmente, el extremo aguzado sobre el margen dorsal se proyecta medialmente representando el contacto distal con el metatarsiano II. El borde distal es bien convexo, asociado a la articulación con la falange proximal I.

En vista ventral, la superficie es plana y triangular hacia el borde proximal, y cae abruptamente hacia el proceso medial en el borde distal. Este último es recto e inclina medialmente. Su superficie convexa invade, distalmente, el aspecto ventral del metatarsiano.

En vista medial destaca una superficie completamente plana, indivisa. En esta misma vista, el borde distal describe un margen marcadamente convexo. En vista distal, la superficie de articulación para las falanges, levemente rugosa, presenta un perímetro arriñonado, con su lado convexo hacia la cara dorsal y el cóncavo dirigido hacia la cara ventral. No existen diferencias mayores en el tamaño de los cóndilos lateral y medial, a diferencia de lo observado en *Rapetosaurus*.

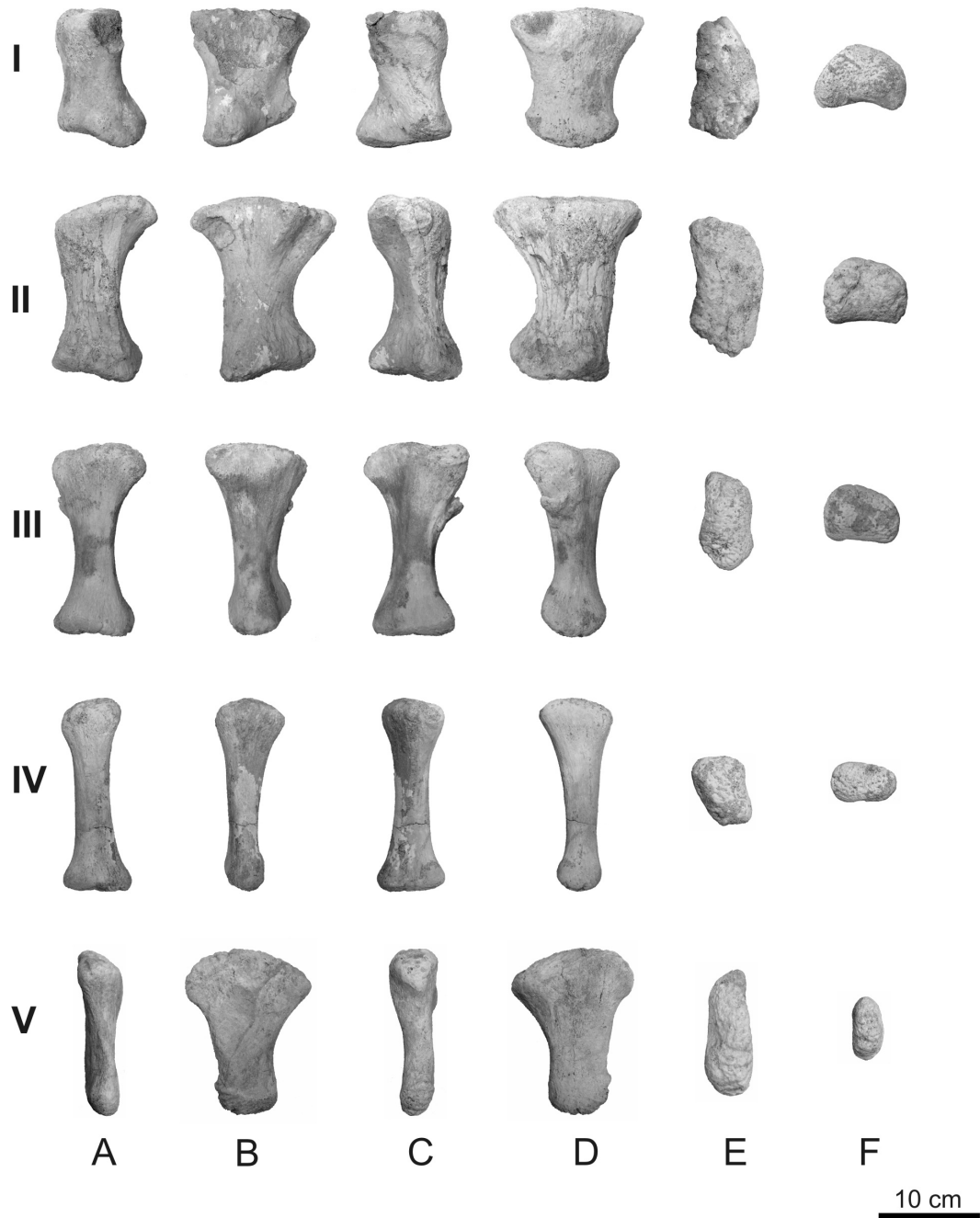
### *Metatarsiano II*

El metatarsiano II es muy similar en morfología general al metatarsiano I, aunque varía en longitud y proporciones. En tal sentido, es un elemento más elongado, y con una diáfisis más comprimida lateralmente. Si bien presenta una torsión longitudinal mucho menos marcada, los extremos proximal y distal se expanden preferencialmente en sentido dorsoventral.

En vista proximal, el perímetro del metatarsiano II es subrectangular, con su margen medial levemente cóncavo. Su superficie casi en su totalidad, es levemente rugosa y plana, aunque se curva levemente hacia el borde dorsomedial.

En vista dorsal el borde proximal es curvo mientras que el distal es sigmoideo. La superficie es lisa, aunque se advierten fisuras longitudinales y paralelas que responderían a un proceso de compresión longitudinal sufrido por el

hueso durante la diagénesis. La superficie distal convexa participa levemente del aspecto dorsal del metatarsiano.



**Figura 63-** Metatarsianos I a V de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460) (I-III izquierdos, IV-V derechos invertidos). **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista ventral; **D**, vista medial; **E**, vista proximal (dorsal hacia arriba); **F**, vista distal (dorsal hacia arriba).



En vista lateral el borde proximal está levemente curvado. La mayor superficie lateral es cóncava y triangular, y representa la zona de contacto con el metatarsiano III. Está separada de una pequeña área posterior por una cresta alargada y conspicua que se apoya sobre el margen proximal. Hacia el borde distal se observa un pequeño promontorio que apunta medialmente y que representa el punto de contacto distal con el metatarsiano III.

En vista ventral se advierte la máxima compresión lateral a la altura media de la diáfisis. Hacia el margen proximal se desarrolla una pequeña área cóncava, limitada por la cresta previamente descrita y el borde medial. Sobre esta zona se inserta la musculatura flexora del pie. Distalmente se observan los dos cóndilos que apuntan ventrolateralmente, y entre ambos una superficie lisa y convexa.

Medialmente, la superficie es lisa y continua desde el borde proximal recto hasta el borde distal marcadamente convexo. El borde ventral es bien curvo mientras que el dorsal es bastante recto.

Por último, el extremo distal mantiene su forma arriñonada como el metatarsiano I, aunque su margen ventral no muestra tanta curvatura y se mantiene más bien recto. Su superficie presenta rugosidades aisladas y es convexa anteroposteriormente.

### *Metatarsiano III*

El metatarsiano III es el último en mantener la morfología general presente en los metatarsianos I y II. De igual modo que la relación existente entre el metatarsiano II y el I, el III es mucho más alargado y comprimido en su diáfisis que el metatarsiano II. Esta relación de tamaño creciente, bien marcado, entre los tres primeros metatarsianos, también se observa en el pie articulado de “La Invernada” (Neuquén) MUCPv-1533 (González Riga *et al.*, 2008), en contraposición con los registrados en *Epachthosaurus*, *Opisthocoelicaudia* y *Rapetosaurus*. En estos taxa, los metatarsianos II y III presentan muy poca diferencia de longitud. La torsión longitudinal, por otro lado, se mantiene prácticamente igual que en los metatarsianos I y II, con una relación de 65° entre los ejes mayores de los extremos

proximal y distal. Se evidencia el desarrollo de una estructura anómala, colgante, muy bien marcada sobre la cara ventral de este metatarsiano que podría deberse a una paleopatología.

Proximalmente, el metatarsiano III presenta una superficie irregular y rugosa, con un perímetro en forma de polígono irregular de cinco lados. Los lados mayores se ubican en los bordes lateral y medial, y los menores sobre los márgenes anterior y posterior.

En vista dorsal el hueso se afina a lo largo de toda la diáfisis y se ensancha hacia el extremo distal. La superficie es lisa y levemente cóncava. Tanto la superficie del extremo proximal como la del extremo distal invaden levemente esta vista.

En vista lateral la morfología es idéntica a lo observado en el metatarsiano II, con un área triangular principal separada de un área menor por medio de una cresta longitudinal. La única diferencia encontrada es que dicha cresta es doble y bien rugosa, lo cual refuerza su condición de importante área de inserción muscular. El margen dorsal presenta una leve curvatura, mientras que el margen ventral está curvado fuertemente. Sobre este último, y a media altura, se observa la estructura ósea anómala mencionada.

La vista ventral muestra diferencias con el metatarsiano II. En este sentido, se observan dos superficies en el segmento proximal que apuntan hacia la cara medial y lateral respectivamente. Ambas superficies están separadas por una línea recta que recorre todo el hueso y se une al cóndilo distal ventral. La paleopatología tiene forma triangular y se despega de la superficie del hueso a modo de gírgola.

La vista medial muestra una superficie lisa con tres caras en el sector proximal: una central que apunta medialmente, y dos laterales a ésta que apuntan anteromedialmente y ventromedialmente. También en esta vista se observa el desarrollo de la paleopatología.

El extremo distal es bien convexo y rugoso, con su forma arriñonada como en los metatarsianos previamente descritos.

#### *Metatarsiano IV*

El metatarsiano IV no presenta la misma morfología que los metatarsianos precedentes. Aunque con la misma longitud que el metatarsiano III, el IV es el elemento más grácil del metatarso. No hay evidencia de torsión en la diáfisis por lo que sus caras son lisas y rectas. Sin embargo, los ejes mayores de las superficies proximal y distal siguen manteniendo una relación angular de 70°. Las epífisis se encuentran levemente expandidas en relación a la diáfisis, muy distinto a lo previamente descrito en los otros elementos del metatarso.

El extremo proximal es subcuadrangular, rugoso, y levemente convexo.

En vista dorsal presenta una cara completamente plana y lisa. Se advierte en esta vista la máxima expansión distal. El borde distal es recto.

Lateralmente, el metatarsiano IV contacta con el V en una amplia zona proximal de forma triangular. Toda la superficie se mantiene plana hasta más de la mitad de la diáfisis donde cae levemente hacia el cóndilo medial.

En vista ventral la superficie proximal invade ligeramente la cara ventral. La superficie plana sólo se manifiesta en el sector más distal llegando hasta los cóndilos. Sobre la diáfisis la superficie es curva.

En vista medial también se advierte la invasión de la superficie proximal. Se observa un pequeño sector triangular que corresponde al contacto proximal con el metatarsiano III. La superficie de la diáfisis es plana en toda su extensión, y se curva sutilmente sobre cóndilo distal.

El extremo distal ya no presenta un perímetro arriñonado y es ligeramente ovoidal.

#### *Metatarsiano V*

El metatarsiano V es el elemento que se reconoce con más facilidad en los metatarsos de los saurópodos, ya que es un hueso que tiende a ser plano, está expandido proximalmente en sentido dorsoventral, y carece de una expansión distal. Esta morfología responde quizá en gran medida a la extrema reducción o ausencia de falanges que se asocian a este elemento.

En vista proximal, el metatarsiano V presenta un perímetro oblongo con una superficie rugosa y convexa, que cae levemente hacia el margen lateral.

En vista dorsal se observa la importante compresión lateral presente en toda su extensión. La cara dorsal es curva y presenta un reborde longitudinal que se extiende entre ambas epífisis en sentido oblicuo.

En vista lateral se advierte que el contacto entre la superficie proximal y la superficie lateral es sigmoidea. La superficie es plana sobre esta cara, aunque presenta un abultamiento distintivo hacia la esquina proximoventral.

En vista ventral puede reconocerse una zona de inserción muscular desde la mitad de la diáfisis hasta el comienzo de la epífisis distal, de rugosidad distintiva, y sobre el margen medial.

Medialmente, la superficie es completamente plana, con excepción de una cresta corta sobre el margen ventral, vinculada a la zona rugosa observada sobre la cara ventral. El margen proximal forma un arco curvo bien marcado. El área de contacto triangular con el metatarsiano IV se ubica sobre el vértice entre los márgenes proximal y dorsal.

El extremo distal es ovoidal, pequeño, y fuertemente convexo.

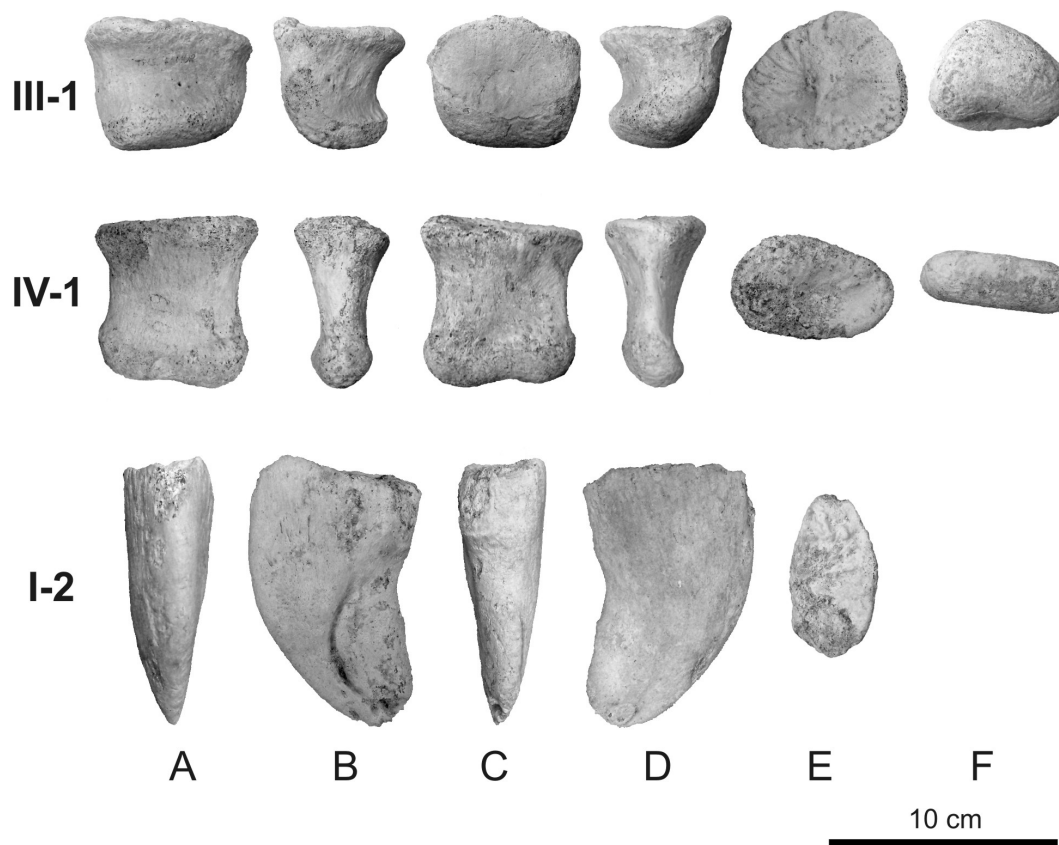
### *Falanges*

Se cuenta con dos falanges pedales proximales y una falange ungueal. Por su morfología, proporciones, y relación con los extremos distales de los metatarsianos, las falanges proximales se reconocen como la primera del dedo III izquierdo y la primera del dedo IV derecho. Por su parte, la falange ungueal pertenece al dedo I izquierdo.

#### *Falanges pedales*

La primera falange del dedo III es corta y de sección subtriangular. El extremo proximal es rugoso y cóncavo, con un tabique recto que se orienta dorsoventralmente. Contrariamente, el extremo distal es bien convexo y liso, e invade en gran medida la cara ventral de la falange. La cara ventral es cuadrangular y plana, mientras que la cara dorsal es curva y marcadamente cóncava. Ambas caras

presentan marcas longitudinales tenues, y sobre la cara dorsal se observan además algunos forámenes diminutos.



**Figura 64-** Falanges de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460). Falange 1 del dedo III izquierdo, falange 1 del dedo IV derecho y falange ungueal del dedo I izquierdo. **A**, vista dorsal; **B**, vista lateral; **C**, vista ventral; **D**, vista medial; **E**, vista proximal (dorsal hacia arriba); **F**, vista distal (dorsal hacia arriba).

La primera falange del dedo IV es bastante diferente a la del dedo III. Es un elemento más largo, bastante plano y de sección oblonga. Proximalmente presenta una superficie cóncava y algo rugosa. Distalmente es convexa, aunque presenta una depresión a la altura media. La superficie dorsal es completamente lisa y cóncava levemente, en tanto la cara ventral muestra algunas marcas longitudinales sobre todo en una pequeña zona hundida sobre el borde distal.

### *Falange ungueal*

La falange ungueal del dedo I es alta, recurvada y comprimida lateralmente. Proximalmente presenta una superficie ovoidal, ligeramente cóncava. Sobre el margen dorsal se ubica el proceso intercondilar que se encuentra bastante reducido, como en *Mendozasaurus* y a diferencia de lo observado en *Apatosaurus*, *Camarasaurus* y en la falange ungueal de Rusia (PM TGU 16/0-87, Averianov *et al.*, 2002) donde el proceso intercondilar es conspicuo.

En vista lateral presenta la característica forma de hoz con el margen dorsal convexo y el ventral cóncavo como sucede en otros saurópodos. El borde proximal es recto, mientras que distalmente la falange se reduce en un extremo distal acuminado y redondeado. Sobre la superficie lateral se observa un surco pronunciado de orientación oblicua que se conecta con una fosa profunda y alargada sobre el sector distal. La superficie, plana, que se encuentra por encima del surco, y hasta el borde dorsal inclusive, presenta gran cantidad de forámenes y surcos longitudinales diminutos relacionados con la presencia en vida de una cubierta queratinosa o estuche córneo.

En vista medial, la superficie es lisa y convexa, careciendo de la ornamentación observada en vista lateral. Sin embargo, se observan algunos surcos longitudinales cercanos al borde proximal y ventral. El borde ventral es cóncavo y presenta una cresta recta que se proyecta ventralmente en la mitad distal de la falange, como sucede en *Mendozasaurus*, *Rapetosaurus*, y en la falange ungueal de “La Invernada” (MUCPv-1533).

Ventralmente se observa que la falange ungueal de *Bonitasaura* presenta una leve curvatura en sentido lateral. La superficie se va angostando hacia el extremo distal donde se evidencia la cresta longitudinal bien marcada.

**Tablas generales de medidas**

Elemento óseo	Principales medidas de los elementos craneanos (en centímetros)					
	ancho mínimo	ancho máximo	largo mínimo	largo máximo	alto mínimo	alto máximo
frontal	8.5	—	4.2	7.4	0.5	2.4
parietal	9.9	—	0.7	4.3	2	3.4
lacrimal	0.4	2.6	—	15.5	—	7.3
cuadrado	—	5	—	24.5	—	6.5*
dentario	—	7.3*	—	11.5*	—	4.2
diente aislado	—	0.6	—	3.8	—	0.5
* Medida incompleta						

**Tabla 2-** Principales medidas de los elementos craneanos de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460).

Elemento óseo	Principales medidas de los elementos vertebrales (en centímetros)							
	largo del centro vertebral	ancho máximo del centro vertebral	alto máximo del centro vertebral	distancia mínima entre prezigapófisis	distancia mínima entre postzigapófisis	alto máximo vertebral	ancho máximo vertebral	largo máximo vertebral
<b>Región cervical</b>								
axis	16	5*	5.5	2.5	4	17.5	10.5	16.5
arco neural 4?	—	—	—	5	—	—	15.5	20.5*
arco neural 6?	—	—	—	6.5	—	—	14.5*	24*
cervical 13?	—	20	14	—	10.5	49.5	35*	24*

<b>Región dorsal</b>								
arco neural 1	—	—	—	10.5	—	—	66	21.5*
arco neural 2	—	—	—	—	7.5	—	42.5*	—
dorsal 3	18.5	17	15	7.5	5.5	48	42.5*	22.5
dorsal 6?	19.5	17	17	—	3.4	45	—	27.5
dorsal 10?	—	16.5	16	—	2.5	51	—	14*
<b>Región caudal</b>								
caudal 1?	12	17	14	4.4	3	36.5	30.5*	20.5
caudal 3?	13	14.5*	13	—	2.5	21*	—	—
CM1	13.5	13	12.5	2.3	1.7	26	16.5*	20.5
CM2	13	12.5	12	3	1.8	23.5	16*	21
CM3	13.5	13.5	11.5	—	—	19*	15.5	18.5
CM4	13.5	12.5	11	2.5	1	21.5	14.5	19.5
CM5	13	12.5	10	2.4	1.8	21.5	15	19.8
CM6	13	10.8	9.8	2.5	1.5	20	13.5	18.3
CM7	13.5	9.8	9.3	2.5	1.8	16.5*	11	18.5
CM8	12.8	9.5	9.5	2.8	2	19	11	17
CM9	12.5	9.5	9	2.3	2.6	15.5	12	17.5
CM10	12.5	9	9	2.3	2.6	15.5	11	17
CM11	12.5	9	9	2.3	2.6	15	10	16.5
CM12	13.5	8.5	8.5	—	2.3	16	8.5	17
CP1	11	8.4	6.5	2.3	2.1	11	8.4	15.5
CP2	11.2	8.3	5.8	2	1.9	10.5	8.3	15
CP3	10.4	6.6	5	2.9	—	8.5	6.6	14.5
CP4	10	6.2	4.8	3	—	8.2	6.2	13.8
CP5	10	5.8	5	1.5	—	7.5	5.8	12.5
CP6	9.5	4.6	4	2.2	—	7.1	4.6	13
CP7	7.8	3.5	3	—	—	5.9	3.5	8*
CP8	7.5	3.5	3.1	—	—	5.4	3.5	7.5*
CP9	7.5	3.2	2.8	0.9	—	4.8	3.2	7.5
CP10	—	3.7	3	—	—	—	—	—
CP11	—	2.1	2	—	—	—	—	—
* Medida incompleta								

**Tabla 3-** Principales medidas de los elementos vertebrales de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460).



Elemento óseo	Principales medidas de los elementos costales (en centímetros)		
	largo total	ancho máximo proximal	ancho máximo distal
<b>Costillas</b>			
costilla del atlas	17.5*	2.3	—
costilla cervical	50*	10	—
costilla dorsal	130*	8*	—
<b>Arcos hemales</b>			
arco hemal 1	26.8	11	1.5
arco hemal 2	21.5	8.9	0.5
arco hemal 3	19.3	8.4	0.5
arco hemal 4	17.1	9.3	0.5
arco hemal 5	10.8	6	0.4
* Medida incompleta			

**Tabla 4-** Principales medidas de los elementos costales de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460).

Elemento óseo	Principales medidas de los elementos de las cinturas (en centímetros)		
	largo máximo	ancho máximo proximal	ancho máximo distal
<b>Cintura escapular</b>			
placa esternal	—	21.5*	—
<b>Cintura pélvica</b>			
púbis	69.5	42	21.5
isquion	52	16.5	13.5

**Tabla 5-** Principales medidas de los elementos de las cinturas de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460).

Elemento óseo	Principales medidas de los elementos apendiculares (en centímetros)					
	largo total	ancho máximo proximal	ancho máx. medido a 90° del ancho máx. proximal	ancho máximo distal	ancho máx. medido a 90° del ancho máx. distal	ancho máximo de la diáfisis
<b>Miembro anterior</b>						
húmero	—	24*	14	28	13.6	12.8
ulna	—	—	—	—	—	9.5
metacarpiano II	32.4	9.5	4.5*	7.2*	5.8	5.2
metacarpiano III	30.9	9.2	6.2	8.9	6	4.3
<b>Miembro posterior</b>						
fémur	118.5	26.5*	10.5*	31.5	21	18.3
tibia	72.5	27.5	10.5*	20.5	14	11.5
fibula	—	21	9	10	7.5	8.5
astrágalo	7	10.3	10	12.5	10.5	—
metatarsiano I	12	12	7	9	6	7.4
metatarsiano II	15.4	12.6	6	7.7	6.2	6.1
metatarsiano III	16.9	11.2	6	7.3	5.8	4.6
metatarsiano IV	18	8	5.5	6.5	4	3.4
metatarsiano V	14.2	10.6	3.7	5.5	2.6	5.2
falange III-1	5.9	6.8	5.6	5.2	4	—
falange IV-1	7.3	6.9	4.2	6.4	2.2	—
falange I-2	11	7	3.4	—	—	—
* Medida incompleta						

**Tabla 6-** Principales medidas de los elementos apendiculares de *Bonitasaura salgadoi* (MPCA-460).

## CAPÍTULO VI

### ANÁLISIS SISTEMÁTICO

---

Las relaciones filogenéticas de los saurópodos titanosaurios han sido y continúan siendo objeto de amplio debate. Aunque Lydekker (1893) reconoció las afinidades entre los titanosaurios de la India y los de Sudamérica, el primer intento por reconocer las afinidades de los titanosaurios con otros saurópodos fue el de Huene (1929), en su extensa y valiosísima monografía sobre los dinosaurios (saurisquios y ornitisquios) del Cretácico de Argentina. En dicha contribución, el autor propuso una estrecha relación entre las formas por entonces agrupadas en Titanosauridae y el género "*Pleurocoelus*" (hoy considerado como una forma afín a los titanosaurios), ambos a su vez en relación con los cetiosaurios Cardiodontinae (agrupación taxonómica en desuso actualmente). Janensch (1929), por su parte, agrupó en una misma familia a los Titanosaurinae y a diplodocoideos como los Dicraeosaurinae, los Apatosaurinae y los Diplodocinae, agrupación también aceptada posteriormente por Romer (1956). Contrariamente, Bonaparte (1986) consideró a los Titanosauridae como una entidad familiar diferente de otras, sin relación con los Diplodocidae y derivada de un grupo diferente y hoy desconocido dentro de los parafiléticos "Cetiosauridae" (J. Bonaparte, com. pers.). En el mismo sentido, Powell (1986), revisando a los Titanosauridae para su tesis doctoral, sostuvo que dicha familia habría derivado independientemente de un grupo de saurópodos primitivos del Jurásico, con representantes como *Ornithopsis* y

"*Tornieria*". A partir de las 40 sinapomorfías con las que Gauthier (1986) diagnosticaba a Sauropoda, numerosas contribuciones analizaron en forma numérica, en la década de 1990, las relaciones filogenéticas de los Sauropoda (Upchurch, 1995; Wilson y Sereno, 1998; Upchurch, 1999; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). Sin embargo, sólo en algunas pocas se analizaron en detalle las relaciones internas dentro de Titanosauria y su relación con otros grupos de saurópodos (Salgado *et al.*, 1997; Sanz *et al.*, 1999; Curry Rogers y Forster 2001; Curry Rogers, 2005; Calvo *et al.*, 2007a; González Riga *et al.*, 2009). El temprano análisis de Upchurch (1995) mostró una estrecha afinidad entre los titanosaurios y los diplodocoideos, mientras que las posteriores y sucesivas contribuciones, principalmente surgidas del trabajo de paleontólogos argentinos, sostuvieron la vinculación entre titanosaurios y el género *Brachiosaurus*, consolidándolos en un clado llamado Titanosauriformes (Salgado *et al.*, 1997). Sin duda alguna, el reconocimiento de las relaciones internas entre los titanosaurios dista mucho de estar resuelto. Esto se debe fundamentalmente a la calidad fragmentaria de mucho de su registro, al creciente número de especies que se describen año tras año, y a la elección de la metodología empleada para la resolución de grandes sets de datos (para este último caso ver Curry Rogers, 2005).

En los últimos años, dos contribuciones analizaron las relaciones filogenéticas de los titanosaurios. Aunque no han podido representar la enorme diversidad del grupo (Calvo *et al.*, 2007a; González Riga *et al.*, 2009), ambos análisis incluyen a numerosas formas recientemente publicadas de nuestro país y presentan un buen grado de resolución. Estas características los hace particularmente importantes para analizar las relaciones filogenéticas de *Bonitasaura salgadoi* y es por ello que se ha optado por utilizarlos como marco teórico para el análisis desarrollado en esta tesis.

## **Paleontología Sistemática**

Saurischia Seeley, 1888

Sauropoda Marsh, 1878

Titanosauria Bonaparte y Coria, 1993

Titanosauroida Upchurch, 1995

*Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, 2004

*Holotipo* - MPCA 460 (modificado de la descripción original; ver comentarios abajo), esqueleto asociado a parcialmente articulado perteneciente a un ejemplar joven.

Al material mencionado durante la primer publicación y tras la preparación final y nuevos trabajos de excavación realizados en el sitio, fueron agregados un lacrimal derecho, un cuadrado izquierdo, un diente aislado, el axis, trece vertebraes caudales, tres arcos hemales, un distal de húmero, dos metacarpianos, un pubis derecho, un isquion izquierdo, una fíbula izquierda incompleta, ambos astrágalos, cuatro metatarsianos, dos falanges pedales, y una falange ungueal. El radio mencionado por Apesteguía (2004) era en realidad el metacarpiano II izquierdo. Todos los materiales mencionados provienen de la misma excavación y pertenecen al mismo individuo (ver Capítulo IV).

*Diagnosis enmendada* - *Bonitasaura salgadoi* se diferencia de otros titanosaurios por poseer la siguiente asociación de caracteres: (1) Borde del frontal recto (no sigmoideo); (2) Proceso maxilar del lacrimal muy fino y alargado, orientado hacia abajo y adelante; (3) Región posterior del dentario edéntula, formando un borde dorsal filoso con una superficie profusamente vascularizada; (4) Lámina espinoprezigapofisial de las vértebras cervicales medias con un proceso a modo de “lengüeta”; (5) Arcos neurales con pilares diagonales, robustos, y bordes dorsales de las espinas neurales engrosados, en las vertebraes dorsales anteriores; (6) Vértebras dorsales anteriores con fosas alargadas a los lados de la lámina prespinal; (7) Vértebras dorsales medias con fosas circulares alineadas sobre la lámina prespinal; (8) Láminas muy finas que divergen de la lámina prespinal y postespinal

en vértebras caudales anteriores; (9) Abultamiento elongado sobre el flanco lateral de la tibia, en su sector distal.

*Comentarios* - Cuando el holotipo fue designado en su publicación original, el material incluido por Apesteguía (2004) fue un frontal izquierdo, un parietal izquierdo, un dentario derecho incompleto con quince dientes, dos vértebras cervicales, seis vértebras dorsales y doce vértebras caudales, un radio, un metacarpiano, un fémur, una tibia, dos metatarsianos, dos arcos hemales, y varias costillas cervicales y dorsales. Por lo tanto, el material asignado a este espécimen ha sido ampliado.

### **Análisis cladístico**

En función de establecer las relaciones filogenéticas del dinosaurio saurópodo *Bonitasaura salgadoi*, y de testear la asignación a los Nemegtosauridae sugerida por Apesteguía (2004) y luego por Wilson (2005), se ha realizado un análisis sistemático por medio del método cladístico.

Como se mencionara anteriormente, la matriz de datos utilizada se ha basado en los análisis previos de Calvo *et al.* (2007a) y González Riga *et al.* (2009). No obstante, nuevos caracteres craneanos y postcraneanos fueron incluidos, así como también otros taxa no considerados en dichos análisis. Todos los caracteres fueron evaluados y codificados de cero, encontrándose ciertas diferencias con los análisis mencionados (ver más adelante). La inclusión de titanosaurios no sudamericanos como los taxa *Nemegtosaurus mongoliensis* y *Rapetosaurus krausei*, de Mongolia y Madagascar respectivamente, tuvo por finalidad reconocer la afinidad de estos últimos con el conjunto de titanosaurios sudamericanos analizados. En el mismo sentido, se incluyó a *Antarctosaurus wichmannianus*, un taxón de nuestro país conocido desde hace casi 100 años, con información craneana y postcraneana, el cual sólo había sido incluido hasta el momento en un único análisis cladístico (Curry Rogers, 2005).

Los caracteres escogidos para este análisis provienen de todas las regiones esqueléticas, en las siguientes proporciones:

- 25% craneanos.
- 50% esqueleto axial (13% región cervical, 16% región dorsal, 1% región sacra, 21% región caudal).
- 24% esqueleto apendicular (11% miembro anterior, 13% miembro posterior).
- 1% dérmico.

### ***Taxa terminales***

- *Camarasaurus* (Cope, 1877). Este taxón procede del Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Tithoniano) de América del Norte. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Cope, 1877; Osborn y Mook, 1921; Madsen *et al.*, 1995).

- *Brachiosaurus* (Riggs, 1903). Este taxón procede del Jurásico Superior (Kimmeridgiano-Tithoniano) de África y América del Norte, incluyendo *B. altithorax* y *B. brancai* (*contra* Taylor, 2009). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Riggs, 1903, 1904; Janensch, 1929, 1936, 1950).

- *Chubutisaurus insignis* (Del Corro, 1975). Este taxón es considerado como procedente del Cretácico Inferior (Aptiano) de la provincia de Chubut, Argentina, pero su edad ha sido muy discutida y es posible que provenga de la base del Cretácico Superior (Cenomaniano). La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Del Corro, 1975; Salgado, 1993), y la revisión directa del material tipo MACN 18222.

- *Andesaurus delgadoi* (Calvo y Bonaparte, 1991). Este taxón procede de la Formación Candeleros, de la base del Cretácico Superior de la provincia de

Neuquén, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Calvo y Bonaparte, 1991), y la revisión directa del material tipo MUCPv 132.

- *Malawisaurus dixeyi* (Jacobs *et al.*, 1993). Este taxón procede del Cretácico Inferior (Aptiano) de Malawi, África. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Jacobs *et al.*, 1993; Gomani, 2005).

- *Ligabuesaurus leanzai* (Bonaparte *et al.*, 2006). Este taxón procede del Cretácico Inferior (Aptiano) de la provincia de Neuquén, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Bonaparte *et al.*, 2006), y fotografías del material tipo.

- *Mendozasaurus neguyelap* (González Riga, 2003). Este taxón procede del Cretácico Superior (Turoniano-Coniaciano) de la provincia de Mendoza, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (González Riga, 2003, 2005), y la revisión directa del material tipo IANIGLA –PV 065/084.

- *Futalognkosaurus dukei* (Calvo *et al.*, 2007b). Este taxón procede del Cretácico Superior (Turoniano-Coniaciano) de la provincia de Neuquén, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Calvo *et al.*, 2007b, c), y la revisión directa del material tipo MUCPv 323.

- *Epachthosaurus sciuttoi* (Powell, 1990). Este taxón procede del Cretácico Superior (Cenomaniano-Turoniano) de la provincia de Chubut, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Powell, 1990, 2003; Martinez *et al.*, 2004), y la revisión directa del material tipo MACN-CH 1317 y 18689.



- *Rapetosaurus krausei* (Curry Rogers y Forster, 2001). Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de Madagascar, África. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Curry Rogers y Forster, 2001, 2004; Curry Rogers, 2009), y fotografías del material tipo.

- *Nemegtosaurus mongoliensis* (Nowiński, 1971). Este taxón procede del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Mongolia, Asia. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Nowiński, 1971; Wilson, 2005), y fotografías del material tipo.

- *Lirainosaurus astibiae* (Sanz *et al.*, 1999). Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de España, Europa. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Sanz *et al.*, 1999), y fotografías del material tipo.

- *Rinconsaurus caudamirus* (Calvo y González Riga, 2003). Este taxón procede del Cretácico Superior (Turoniano-Coniaciano) de la provincia de Neuquén, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Calvo y González Riga, 2003), y la revisión directa del material tipo MAU-Pv 26 y materiales referidos pertenecientes al paratipo.

- *Muyelensaurus pecheni* (Calvo *et al.*, 2007a). Este taxón procede del Cretácico Superior (Turoniano-Coniaciano) de la provincia de Neuquén, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Calvo *et al.*, 2007a), y la revisión directa del material tipo MAU-Pv 207 y materiales referidos pertenecientes al paratipo.

- *Bonitasaura salgadoi* (Apesteguía, 2004). Este taxón procede del Cretácico Superior (Santoniano) de la provincia de Río Negro, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante la revisión directa del material tipo MPCA 460.

- *Antarctosaurus wichmanianus* (Huene, 1929). Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano?) de la provincia de Río Negro, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Huene, 1929), y la revisión directa del material tipo MACN 6904.

- *Gondwanatitan faustoi* (Kellner y Azevedo, 1999). Este taxón procede del Cretácico Superior (Santoniano-Maastrichtiano) de San Pablo, Brasil. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Kellner y Azevedo, 1999).

- *Aeolosaurus* (Powell, 1986). Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano) de la provincia de Río Negro, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Powell, 1986; Salgado y Coria, 1993), y la revisión directa del material asignado MPCA 27174/77.

- *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (Borsuk-Bialynicka, 1977). Este taxón procede del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Mongolia, Asia. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Borsuk-Bialynicka, 1977).

- *Alamosaurus sanjuanensis* (Gilmore, 1922). Este taxón procede del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de Norteamérica. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Gilmore, 1922; Lehman y Coulson, 2002).

- *Neuquensaurus australis* (Lydekker, 1893). Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano) de la provincia de Neuquén y Río Negro, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Huene, 1929; Powell, 2003; Salgado *et al.*, 2005a), y la revisión directa del material tipo MLP Ly 1-6 y todos los materiales referidos con las siglas MLP Ly y MLP CS.

- *Saltasaurus loricatus* (Bonaparte y Powell, 1980). Este taxón procede del Cretácico Superior (Campaniano-Maastrichtiano) de la provincia de Salta, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Powell, 1986, 1992, 2003), y la revisión directa del material tipo PVL 4017.

- *Rocasaurus muniozi* (Salgado y Azpilicueta, 2000). Este taxón procede del Cretácico Superior (Maastrichtiano) de la provincia de Río Negro, Argentina. La codificación de caracteres se realizó mediante el análisis de la bibliografía disponible (Salgado y Azpilicueta, 2000), y la revisión directa del material tipo MPCA Pv 46.

### ***Nuevos caracteres***

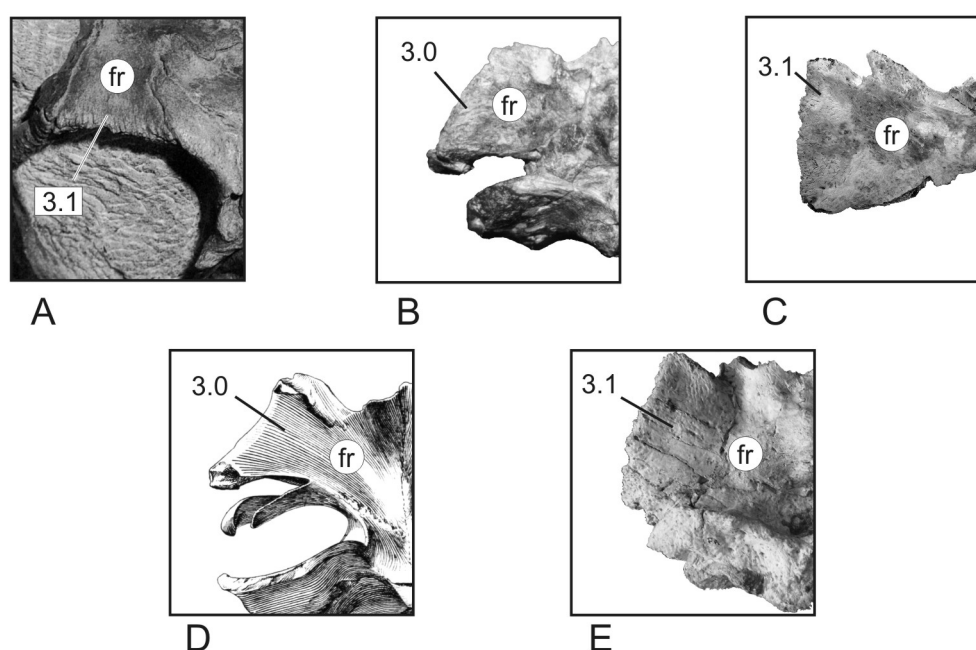
Cuatro nuevos caracteres se incluyen en este análisis; tres de ellos craneanos y uno postcraneano:

#### **- Carácter 3**

*Frontal, textura dorsal: lisa (0); rugosa (1).*

Observaciones: Wilson (2002) propuso la presencia de una textura rugosa en los huesos circunorbitales dorsales como un carácter autapomórfico de *Nemegtosaurus*, pero no fue incluido como un carácter en su matriz de datos. Apesteguía (2004) sugirió la afinidad de *Bonitasaura* con *Nemegtosaurus*, *Rapetosaurus* y *Quaesitosaurus*, debido al reconocimiento de un borde rugoso en el

margen orbital del hueso frontal. En el mismo sentido, Wilson (2005) vuelve a mencionar esta característica como sinapomórfica de *Nemegtosaurus* y *Quaesitosaurus*, nuevamente sin incluirlo en un análisis cladístico. La presencia de un borde rugoso en la región circunorbital dorsal se reconoce en numerosos taxa de macronarios, desde formas basales como *Camarasaurus*, hasta derivadas como *Saltasaurus*, lo que demuestra una distribución más amplia que la considerada previamente.



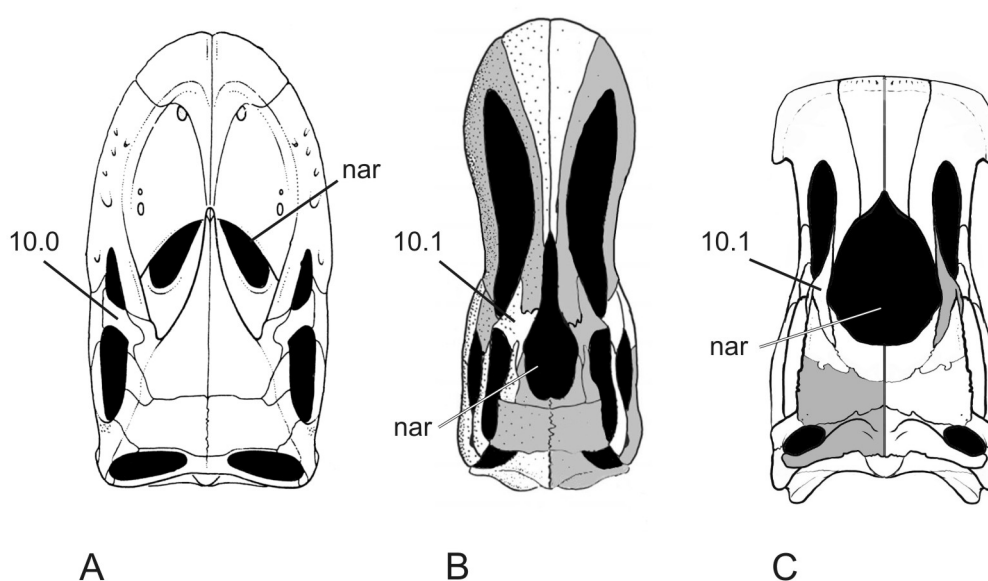
**Figura 65-** Frontales de varios macronarios en vista dorsal. **A**, *Camarasaurus* (modificado de Madsen *et al.*, 1995); **B**, *Antarctosaurus*; **C**, *Bonitasaura*; **D**, *Brachiosaurus* (modificado de Janensch, 1936); **E**, *Saltasaurus*. Sin escala.

#### - Carácter 10

*Narinas externas, configuración del margen lateral: el lacrimal se excluye, contacto maxilar-nasal (0); el lacrimal participa, separando al maxilar y al nasal (1).*

**Observaciones:** Las narinas externas de los saurópodos están circundadas generalmente por los huesos nasales, maxilares y premaxilares. Esta situación es bien evidente, aunque difieran en su morfología general, tanto en diplodocoideos como en macronarios con cráneos relativamente completos y bien preservados (*i.e.*

*Diplodocus*, *Camarasaurus*, *Brachiosaurus*). En titanosaurios, esta característica parece hallarse modificada por la intervención del hueso lacrimal. Si bien esta condición ha sido propuesta para *Nemegtosaurus* (Nowiński, 1971; Upchurch 1999; Curry Rogers y Forster, 2004), la mala preservación de la zona de las narinas externas en ese taxón genera razonables dudas (Wilson, 2005). No obstante, tanto en *Bonitasaura* como en *Rapetosaurus* se ha reconocido una zona dorsal distintiva en el hueso lacrimal que representa parte del borde lateral de las narinas externas. Así, este carácter representa una combinación de los caracteres (10) y (27) de Curry Rogers (2005), los cuales tratan al contacto maxilar-nasal y la contribución del lacrimal a las narinas externas, por separado.

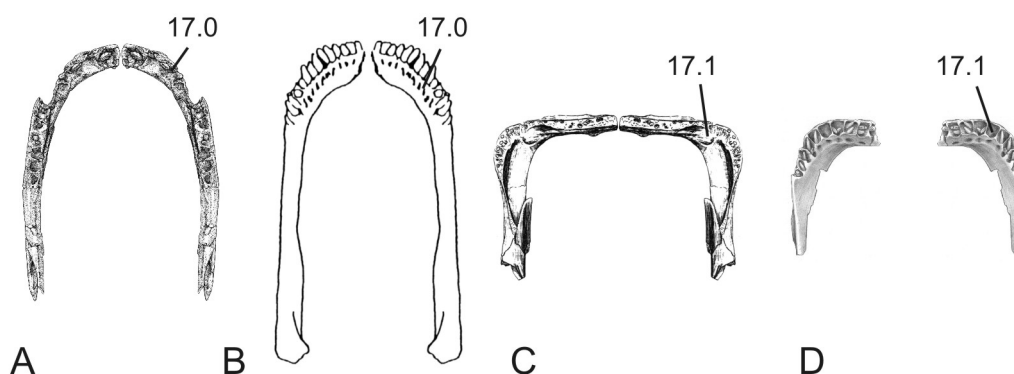


**Figura 66-** Contribución del lacrimal en las narinas externas en macronarios. **A**, *Brachiosaurus* (modificado de Wilson y Sereno, 1998); **B**, *Rapetosaurus* (modificado de Curry y Rogers, 2005); **C**, *Bonitasaura*. **Abreviaturas:** nar, narinas externas. Sin escala.

#### - Carácter 17

*Mandíbula, forma en vista dorsal: redondeada, en forma de "U" (0); rectangular, en forma de L (1).*

**Observaciones:** La morfología cuadrangular de la mandíbula ha sido utilizada por Upchurch (1998, carácter 59), junto con otros caracteres, para soportar las cercanas relaciones entre los titanosaurios Nemegtosauridae y los diplodocoideos. Sin embargo, *Nemegtosaurus* muestra una configuración muy diferente a los diplodocoideos, con un borde ciertamente redondeado en vista dorsal y una disposición dental extendida lateralmente. Se han reconocido diferencias en la forma general de los dentarios de muchos titanosaurios (e.g., *Malawisaurus*, *Rapetosaurus*, *Bonitasaura*, *Antarctosaurus*), por lo cual aquí se propone su análisis.



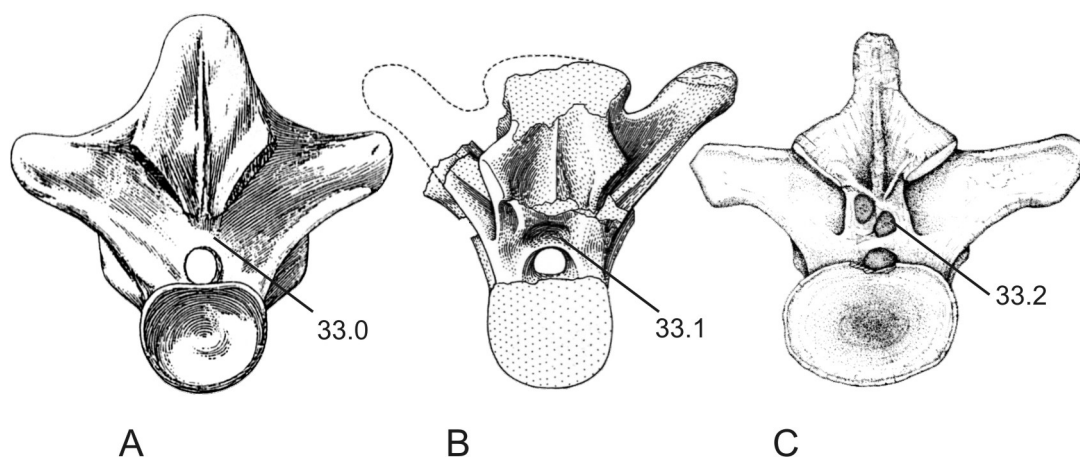
**Figura 67-** Morfología mandibular de varios titanosaurios en vista dorsal. **A**, *Rapetosaurus* (modificado de Curry y Rogers, 2005); **B**, *Nemegtosaurus* (modificado de Calvo, 1994); **C**, *Antarctosaurus* (modificado de Huene, 1929); **D**, *Bonitasaura* (modificado de Apesteguía, 2004). Sin escala.

### - Carácter 33

*Vertebras dorsales anteriores, fosa infrapostzigapofisial: ausente (0); presente, no dividida (1); presente, dividida en dos fosas subtriangulares (2).*

**Observaciones:** González Riga (2003) ha reconocido diferencias en la región infrapostzigapofisial de distintos titanosaurios. En tal sentido, el autor reconoció la ausencia de una fosa infrapostzigapofisial en “*Titanosaurus*” (*Isisaurus*) *colberti*, la presencia de una fosa infrapostzigapofisial simple en *Malawisaurus*, y la presencia una fosa infrapostzigapofisial dividida en *Mendozasaurus*, proponiendo esta última condición como autapomórfica del taxón mendocino. Sin embargo, esta diversidad

morfológica no fue codificada como carácter en ningún análisis cladístico del grupo. La codificación de este carácter, de hecho, ha mostrado una gran diversidad dentro de los macronarios, evidenciando además que ninguno de sus estados es apomórfico para una única especie.



**Figura 68-** Fosa infrapostzigapofisial en vertebras dorsales anteriores de varios titanosaurios. **A**, *Isisaurus* (modificado de Jain y Bandyopadhyay, 1997); **B**, *Saltasaurus* (modificado de Powell, 2003); **C**, *Mendozasaurus* (modificado de González Riga, 2003). Sin escala.

### ***Modificaciones en la recodificación de los caracteres***

Como se mencionó, todos los caracteres fueron codificados de cero para este análisis. Los siguientes caracteres fueron codificados de diferente manera a la propuesta por Calvo *et al.*, (2007a) y/o González Riga *et al.* (2009).

#### **- Carácter 7**

*Parietal, contribución a la fenestra post-temporal: ausente (0); presente (1)* (Wilson, 2002).

Observaciones: Calvo *et al.* (2007a) invirtieron la polaridad de los estados de este carácter y codificaron al hueso parietal contribuyendo a la fenestra posttemporal como presente en *Rapetosaurus* y ausente en *Camarasaurus* y *Brachiosaurus*. Sin embargo, en *Rapetosaurus*, dicha contribución no puede ser reconocida (Curry Rogers y Forster, 2004), contrariamente a la clara contribución observada en

*Camarasaurus* (Madsen *et al.*, 1995) y *Brachiosaurus* (Janensch, 1936; Wilson y Sereno, 1998). En este sentido, se modificó la codificación en estos taxa.

#### - **Carácter 8**

*Parietal, distancia de separación entre las fenestras supratemporales: menor a (0); o el doble (1); del largo del eje mayor de la fenestra supratemporal (Wilson, 2002).*

Observaciones: Calvo *et al.* (2007a) codificaron el estado (0) para *Camarasaurus*, *Rapetosaurus*, *Muyelensaurus* y *Saltasaurus* y el estado (1) para *Brachiosaurus*. Sin embargo, la condición observada en *Camarasaurus*, *Rapetosaurus*, *Muyelensaurus* y *Saltasaurus* es completamente opuesta, con una distancia de separación entre las fenestras supratemporales de aproximadamente el doble del largo del eje mayor de las mismas. Por el contrario, en *Brachiosaurus*, el desarrollo de las fenestras supratemporales es muy amplio transversalmente, dejando un desarrollo muy reducido de los parietales entre las mismas. En este sentido, se modificó la codificación de este carácter en dichos taxa.

#### - **Carácter 13**

*Proceso paraoccipital, proceso ventral no-articular: ausente (0); presente (1) (Wilson, 2002).*

Observaciones: Calvo *et al.* (2007a) otorgan el estado (1) para el taxón neuquino *Muyelensaurus*. Sin embargo, en el material tipo no es posible reconocer una orientación ventral como sí sucede claramente en *Rapetosaurus* o *Saltasaurus*, en gran medida debido a la mala preservación de esa zona. Aquí se optó por codificar este carácter como (?), en dicho taxón.

#### - **Carácter 54**

*Espina neural de las vértebras caudales medias, forma: corta anteroposteriormente (0); laminada y anteroposteriormente elongada (1) (modificado de González Riga, 2003 por Bonaparte *et al.*, 2006).*

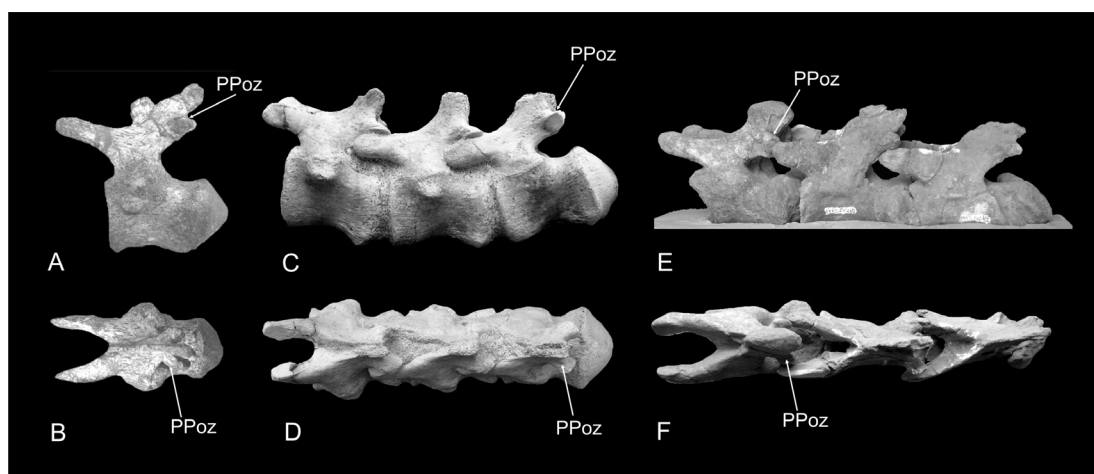


**Observaciones:** Calvo *et al.* (2007) reconocen una espina neural corta en las caudales medias de *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus*, mediante la codificación (0). Sin embargo, los autores describen en *Muyelensaurus*: “*The neural spines are incomplete, but the preserved portion indicates an elongate morphology axially extended*” (Calvo *et al.*, 2007a, pág. 493), lo cual fue corroborado en la revisión del material original. La misma situación se advierte en *Rinconsaurus*, donde las espinas neurales están extendidas anteroposteriormente. Debido a las características observadas, se ha modificado su codificación al estado (1).

#### - Carácter 57

*Proceso postzigapofisial en vértebras caudales medias: ausente (0); presente (1)* (Calvo *et al.*, 2007a).

**Observaciones:** Calvo y González Riga (2003) reconocieron la presencia de un proceso óseo que conectaba la espina neural con la postzigapófisis en las caudales medias de *Rinconsaurus*, sugiriendo esta característica como posible autapomorfía. Sin embargo, Calvo *et al.* (2007a) describen la misma estructura en *Muyelensaurus* y proponen la presencia de este carácter como sinapomórfica del clado nominado Rinconsauria, por los mismos autores. En este análisis se ha reconocido la presencia de estas estructuras en otros titanosaurios (*i.e.* *Malawisaurus*, *Bonitasaura*), por lo que dicho carácter pareciera presentar una distribución más amplia en el grupo.



**Figura 69-** Presencia del proceso postzigapofisial en caudales medias de *Muyelensaurus* (A, lateral; B, dorsal), *Bonitasaura* (C, lateral; D, dorsal) y *Rinconsaurus* (E, lateral; F, dorsal). Sin escala.

**- Carácter 65**

*Coracoides, forma: subovales (0); cuadrangulares (1) (Salgado et al., 1997).*

Observaciones: Salgado et al. (1997) reconocieron la condición “coracoides cuadrangulares” como sinapomórfica de su nodo innominado 10, el cual incluye a formas derivadas dentro de los Titanosauridae (Salgado et al., 1997, pág 22). Bonaparte et al. (2006) y González Riga et al. (2009) codifican la condición plesiomórfica (0) en el taxón neuquino *Ligabuesaurus*. Sin embargo, los materiales publicados de este taxón no incluyen restos de coracoides, y lo mismo se deduce de las fotografías consultadas del material colectado (S. Apesteguía, com. pers.), por lo que aquí se ha optado por codificar este carácter como (?) en el taxón mencionado.

**- Carácter 75**

*Extremo distal de la tibia más expandida transversalmente que anteroposteriormente: ausente (0); presente (1) (Salgado et al., 1997).*

Observaciones: Salgado et al. (1997) reconocieron la condición apomórfica del extremo distal de la tibia como “más expandida transversalmente que anteroposteriormente”, en *Chubutisaurus* + Titanosauria (Salgado et al., 1997). Bonaparte et al. (2006), a su vez, describen esta condición en *Ligabuesaurus*, aunque la codifican en su matriz de datos como estado de carácter desconocido (?). González Riga et al. (2009), en cambio, codifican la condición (0) en este taxón. Sin embargo, la información disponible, tanto aquella proveniente de la publicación original como la del material tipo, presume la condición (1). En este sentido, se modificó la codificación de este carácter con respecto a los análisis previamente mencionados.

**- Carácter 77**

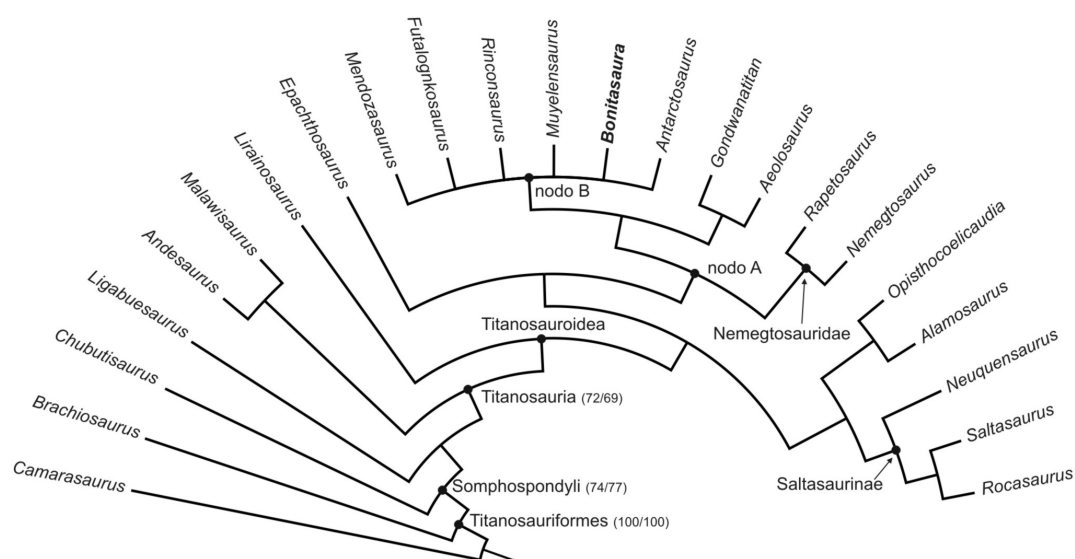
*Osteodermos: ausentes (0); presentes (1) (Sanz et al., 1999).*

**Observaciones:** Sanz *et al.* (1999) propusieron este carácter al reconocer que había formas que presentaban osificaciones dérmicas dentro del grupo de los titanosaurios, una propuesta que luego se utilizaría ampliamente para definir a formas con “armaduras” dérmicas (*armored titanosaurs*), de aquellas que no las poseían (*unarmored titanosaurs*). En el caso de la codificación de este carácter se ha observado un patrón que se repite en numerosas contribuciones. La ausencia de osteodermos se ha reconocido ampliamente para los macronarios basales como *Camarasaurus* o *Brachiosaurus*. Lo mismo ocurre con la presencia de osteodermos en *Mendozasaurus*, *Lirainosaurus*, *Rapetosaurus* y *Saltasaurus*, entre otros. Sin embargo, para el resto de los titanosaurios se ha optado por codificar con (?). Si bien la ausencia de evidencia no es evidencia indudable de ausencia, cierta correlación podría considerarse de acuerdo al grado de articulación o asociación que presenten los restos esqueléticos de los taxa en análisis. En tal sentido, taxa como *Epachthosaurus*, *Opisthocoelicaudia* o *Futalognkosaurus* han sido hallados en alto grado de articulación, sin reconocerse ningún elemento dérmico osificado. Si bien, la ausencia de osteodermos podría estar sesgada por otros factores que rigen en la preservación de los fósiles (*e.g.*, tafonómicos, patrones de osificación diferencial), estos no parecieran ser el caso para estos taxa y en general para otros titanosaurios (D’Emic *et al.*, 2009). Es en este sentido que se ha optado por codificar de forma ausente (0) a aquellos taxa en los cuales sus restos esqueléticos fueron hallados articulados o semi-articulados y en los que no se han recuperado osteodermos.

## **Resultados**

La matriz de datos compuesta por 77 caracteres y 23 taxa fue analizada con el software especializado TNT v. 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000). El saurópodo *Camarasaurus* fue utilizado como grupo externo y los caracteres multiestados fueron tratados como desordenados. La búsqueda realizada en 1000 replicaciones de árboles de Wagner, encontró siete árboles igualmente parsimoniosos con índices

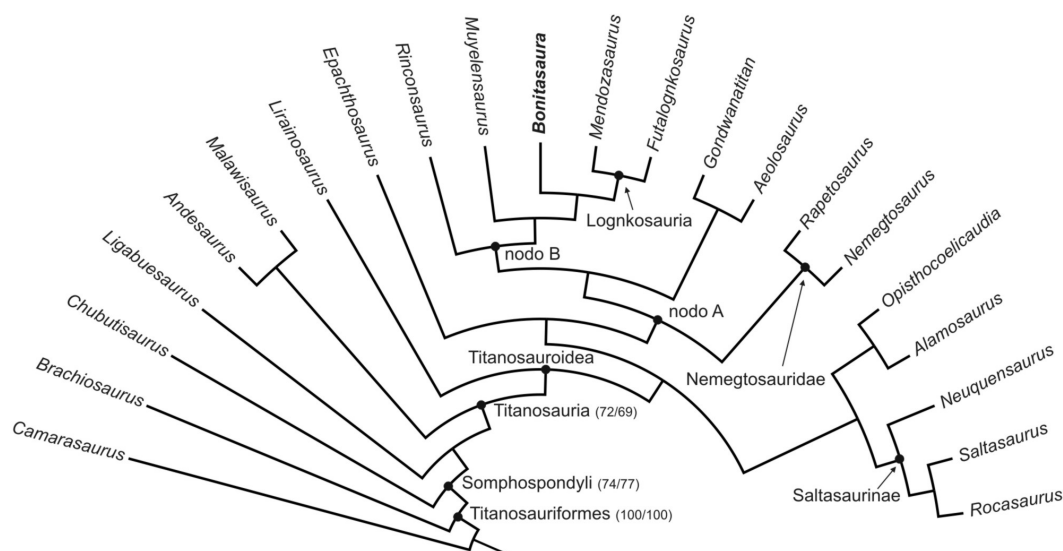
relativamente altos (144 pasos, índice de consistencia: 0.66, índice de retención: 0.71). El mejor *score* se obtuvo en 72 % de las replicaciones. Un análisis de consenso estricto muestra un árbol que colapsa en el nodo B, el cual incluye a los titanosaurios del Turoniano-Coniaciano *Mendozasaurus neguyelap*, *Futalognkosaurus dukei*, *Rinconsaurus caudamirus*, *Muyelensaurus pecheni*, y a los titanosaurios del Santoniano-Campaniano *Bonitasaura salgadoi* y *Antarctosaurus wichmannianus*, soportado por tres caracteres apomórficos (19, 54 y 57).



**Figura 70-** Uno de los siete árboles más parsimoniosos que muestran las relaciones filogenéticas de *Bonitasaura salgadoi*, luego del análisis cladístico explicado en el texto. Valores de Bootstrap y Jackknife representados entre paréntesis. (Modificado de Gallina y Apesteguía, 2011).

Con la intención de analizar el colapso en el nodo B, todos los taxa involucrados fueron removidos independientemente del consenso y reincluidos en el análisis final. Sólo la exclusión de *A. wichmannianus* resolvió la politomía del nodo B, como se observa en la siguiente figura. En este cladograma, *B. salgadoi* se ubica como taxón hermano de Longnkosauria (*M. neguyelap* + *F. dukei*), compartiendo seis caracteres apomórficos: (25.1) Espinas neurales de las cervicales posteriores expandidas lateralmente, más anchas que el centro vertebral; (28.1) Alto total/largo del centro vertebral de las vértebras cervicales posteriores mayor a 1.5; (29.2)

Fosa supradiapofisial en vértebras cervicales posteriores profunda y extendida; (34.0) Espinas neurales de las vértebras dorsales anteriores no inclinadas posteriormente más de 20 grados de la vertical; (44.1) Cavidad interzigapofisial ancha y profunda, en vértebras caudales; (69.2) Pedicelo ilíaco del isquion ancho y bien desarrollado.



**Figura 71-** Consenso estricto que muestra las relaciones filogenéticas de *Bonitasaura salgadoi*, luego del análisis cladístico explicado en el texto. Valores de Bootstrap y Jackknife representados entre paréntesis (Modificado de Gallina y Apesteguía, 2011).

El clado Lognkosauria, basado en el nodo, fue definido por Calvo et al. (2007b) como aquél que incluye a *Mendozaesaurus*, *Futalognkosaurus*, su ancestro común más reciente y a todos sus descendientes. Si bien fue soportado por cinco sinapomorfías en su análisis original, aquí sólo una de ellas fue recuperada (30.2) mientras que las otras mostraron una distribución más amplia. Por lo tanto, la posición de *M. neguyelap* y *F. dukei* aquí recuperada es más derivada que en análisis previos.

Distinta ha sido la situación que se advierte para el clado Rinconsauria (Calvo et al., 2007a). Este clado ha sido definido como “*Muyelensaurus*, *Rinconsaurus*, su ancestro común más reciente y todos sus descendientes”. Bajo esta definición, Rinconsauria se correspondería con el nodo B del presente análisis e incluiría a los

Lognkosauria, condición muy distinta a la planteada originalmente por Calvo et al. (2007a). Por lo tanto, aquí se prefiere la utilización del nodo innominado B antes que Rinconsauria, el cual fue definido con la intención de agrupar ciertos taxa que aquí no se ven representados. Asimismo, los caracteres que los autores propusieron como diagnósticos del clado Rinconsauria fueron: dientes subovales con caras labiales y linguales bien definidas por la presencia de crestas laterales, procesos que soportan las facetas postzygapofisiales en las vertebrae caudales medias, y centros caudales deprimidos posteriormente. Sin embargo, solo los primeros dos caracteres fueron codificados y analizados en su matriz de datos. Ambos caracteres se encuentran presentes en *Bonitasaura*, condición por la cual la posición filogenética en el cladograma de *Muyelensaurus* y *Rinconsaurus* se vió modificada. El tercer carácter en cuestión sólo pudo ser reconocido en *Muyelensaurus* (Calvo et al., 2007a, fig. 11), por lo que aquí se desestimó como sinapomorfía propuesta originalmente para Rinconsauria, y no fue analizado para el presente análisis.

Tanto *B. salgadoi* como *A. wichmannianus* se muestran en una posición lejana a los Nemegtosauridae (*N. mongoliensis* + *R. krausei*) (contra Apesteguía, 2004 y Wilson, 2005), aunque comparten un ancestro común, algo más distante, incluidos en el clado innominado del nodo A (débilmente soportado por un solo carácter; 53).

Si bien en el análisis se recuperó la inusual agrupación de *Malawisaurus dixeyi* y *Andesaurus delgadoi* como grupos hermanos, esto se soporta por sólo un carácter apomórfico ambiguo (54.1). Debido a que estos últimos taxa fueron utilizados frecuentemente en las definiciones de clados basados tanto en la rama como en el nodo, resultan ciertas discrepancias al reconocer algunas agrupaciones. En tal sentido, el clado Titanosauria (aquí sustentado por los caracteres 18, 23, 66 y 73) basado en el nodo (definido como *Andesaurus*, *Saltasaurus*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes; Wilson y Upchurch, 2003) es básicamente el mismo que el clado Lithostrotia, también basado en el nodo (definido como *Malawisaurus*, *Saltasaurus*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes; Upchurch et al., 2004). Asimismo, el nodo que incluye al resto de los

titanosaurios, aquí soportado por cinco sinapomorfías (35, 36, 43, 49, y 65), corresponde al clado Titanosauroida basado en la rama (todos los titanosaurios más cercanos a *Saltasaurus* que a *Andesaurus*; Upchurch, 1995; Salgado, 2003a), y no a Titanosauridae, el cual posee una definición distinta y ha sido objeto de controversias nomenclaturales (ver Salgado, 2003a y Upchurch y Wilson, 2003).

También, cabe destacar que los Aeolosaurinae (*Aeolosaurus* + *Gondwanatitan*) muestran una relación más cercana con los taxa incluidos en el nodo B que con los Saltosaurinae (*contra* Franco-Rosas *et al.*, 2004), tal como fuera observado en los análisis de Calvo *et al.* (2007a) y González Riga *et al.* (2009). Por último, tanto *Epachthosaurus sciuttoi* como *Lirainosaurus astibiae* presentan una posición similar a la encontrada en análisis previos como el de González Riga *et al.* (2009), con *L. astibiae* como un miembro basal de los Titanosauroida y *E. sciuttoi* como el taxón hermano del nodo A.

Finalmente, a modo de conclusión, se enumeran los principales resultados de este análisis:

- 1- Se ha reconocido una estrecha afinidad entre *Bonitasaura salgadoi* y los titanosaurios *Mendozasaurus neguyelap* y *Futalognkosaurus dukei*, con los cuales conforma un grupo monofilético sustentado por seis caracteres apomórficos (25.1, 28.1, 29.2, 34.0, 44.1, 69.2).
- 2- Se ha descartado la directa afinidad de *Bonitasaura* y los Nemegtosauridae, como se había sugerido previamente (Apesteguía, 2004; Wilson, 2005).
- 3- La inclusión de *Bonitasaura* dentro de la filogenia de los titanosaurios ha modificado las hipótesis sobre las relaciones de parentesco de otros titanosaurios de Argentina. En este sentido, Lognkosauria no sería un clado basal dentro de Titanosauria; *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* no formarían un clado monofilético.
- 4- Se ha reconocido la afinidad de *Antarctosaurus wichmannianus* con los taxa del Turoniano-Campaniano de nuestro país. Sin embargo, este taxón resultó ser problemático para la resolución de las relaciones internas del grupo que lo incluía (nodo B). Un reestudio en detalle del ejemplar tipo de este

importante taxón contribuirá ampliamente para futuros análisis filogenéticos de los Titanosauria.

### Matriz de datos

<b><i>Camarasaurus</i></b>	0010001100	1000000000	0000000000	0000000000
	0000000000	0000000000	0000000000	00000000
<b><i>Brachiosaurus</i></b>	0000011000	0000010101	1000001001	0100010000
	0000000001	0000000000	0000000001	01110?0
<b><i>Chubutisaurus</i></b>	??????????	??????????	??????????	?????2?000
	1?0??00001	?????0????	0????0????	??111??
<b><i>Andesaurus</i></b>	??????????	??????????	??????????	?1??011101
	1?0?000101	00010000?0	?????1110?	??01???
<b><i>Malawisaurus</i></b>	0????11??0?	????000201	?11000?00?	?11?011111
	1??1000201	00?11010??	?1110??10?	????1?1
<b><i>Ligabuesaurus</i></b>	??????????	?????????1?1	?000101010	?111011111
	1?????????	??????????10	?????0????	??1110?
<b><i>Mendozasaurus</i></b>	??????????	??????????	??1010?122	?120?2???11
	1?11000211	0011100010	1111?1????	??01111
<b><i>Futalognkosaurus</i></b>	??????????	??????????	2110101122	21?0?2???11
	1111?0?2?1	??1??0????	??????1121	11????0
<b><i>Epachthosaurus</i></b>	??????????	??????????	??????????	?101121101
	111?000221	0001100010	111??11??1	1101110
<b><i>Rapetosaurus</i></b>	1111110111	1111110221	201000100?	1111121111
	11?0000221	0010?00010	1110??1101	1101?11
<b><i>Nemegtosaurus</i></b>	101111010?	1110110221	??????????	??????????
	??????????	??????????	??????????	?????????



**Lirainosaurus**                    ??????????    ?????02?1    ??????????    ?10?121111  
1?11?00221    00000000?0    1?101?????    ???1???1

**Rinconsaurus**                    ??????????    ????????211    ?010001011    ?101121111  
11???00221    0011101110    1110111111    1101???

**Muyelensaurus**                    ?1?1???11??    ?1?111?211    ?11000?011    ?121121111  
11?0?00221    0021101110    1110?11111    11011??

**Bonitasaura**                    ?11111?1?1    ??????1211    ??1?101121    ?120121111  
1?11000221    00101011?0    1?1???1112?    ??0110?

**Antarctosaurus**                    ?101?111??    ?110201211    ??????????    ??????????  
???????????    ??????????10    11???1????    ??0111?

**Gondwanatitan**                    ??????????    ??????????    ??????????    ?1?1121111  
111???1222    01002001?0    ????????011    1???1??

**Aeolosaurus**                    ??????????    ????????221    ??????????    ?1???2????  
??30?01222    01102001?0    1?10?1101?    ???11??

**Opisthocoelicaudia**                    ??????????    ??????????    ??????????    1001121011  
1121100001    0020000011    1110111111    1101110

**Alamosaurus**                    ??????????    ????????22?    ?010001001    ?1???120011  
1131100221    0020000010    1111111121    11011??

**Neuquensaurus**                    ??????????    ??????????    ?011001012    ?101121111  
1131?10221    1020000010    111011?121    11?11?1

**Saltasaurus**                    ?11???111??    ?01011?221    ?001011012    ?111121111  
1110?10221    1020010011    2110111121    11011?1

**Rocasaurus**                    ??????????    ??????????    ????????01?    ?101121111  
1????10221    10?00100??    ??????1121    11?1???

***Listado de caracteres por sector del esqueleto, estados y autores***

**Cráneo**

1. Hocico corto y alto: presente (0); ausente (1) (modificado de Upchurch, 1998 por Curry Rogers, 2005).
2. Contribución del frontal a la fosa supratemporal: ausente (0); presente (1) (Wilson y Sereno, 1998).
3. Frontal, textura dorsal: lisa (0); rugosa (1).
4. Proceso occipital del parietal, altura: alto, casi el doble del diámetro del foramen magnum (0); corto, menor al diámetro del foramen magnum (1) (Wilson, 2002).
5. Parietal, proceso lateral elongado: ausente (0); presente (1) (Curry Rogers, 2005).
6. Parietal, inclinación craneal con amplia exposición de la cresta en sentido caudodorsal: ausente (0); presente (1) (Salgado y Calvo, 1997).
7. Parietal, contribución a la fenestra post-temporal: ausente (0); presente (1) (Wilson, 2002).
8. Parietal, distancia de separación entre las fenestras supratemporales: menor a (0); o el doble (1); del largo del eje mayor de la fenestra supratemporal (Wilson, 2002).
9. Proceso ascendente del premaxilar: dirigido dorsalmente (0); dirigido caudodorsalmente (1) (Gauthier, 1986).
10. Narinas externas, configuración del margen lateral: el lacrimal participa, separando al maxilar y al nasal (0); el lacrimal se excluye, contacto maxilar-nasal (1).
11. Fenestra preantorbital: ausente (0); presente (1) (Wilson y Sereno, 1998).
12. Supraoccipital, altura: doble (0); subigual (1); o menor (2) que el alto del foramen magnum (Wilson, 2002).
13. Proceso paraoccipital, proceso ventral no-articular: ausente (0); presente (1) (Wilson, 2002).
14. Surco longitudinal sobre el supraoccipital: ausente (0); presente (1) (Curry Rogers, 2005).
15. Proceso basipterigoideo, ángulo de divergencia: aprox. 45° (0), menor a 30° (1), mayor a 45° (2) (Wilson, 2002).

16. Tuberosidades basales, altura craniocaudal: aprox. mitad del alto dorsoventral (0); aplastadas 20% del alto dorsoventral (1) (Wilson, 2002).
17. Mandíbula, forma en vista dorsal: en forma de U (0); en forma de L (1).
18. Forma de los dientes: cuchara (0); cono comprimido en cincel (1); lápiz (2) (modificado de Calvo, 1994 por Calvo y González Riga, 2003).
19. Coronas dentales, sección transversal a media altura: en forma de D (0); subcilíndrica con crestas suaves (1); cilíndricas (2) (modificado de Wilson y Sereno, 1998 por Calvo *et al.*, 2007a).
20. Facetas de desgaste dental fuertemente inclinadas: ausentes (0); presentes (1) (Salgado y Calvo, 1997).

#### Vértebras cervicales

21. Vértebras cervicales, número: 12 (0); 13 (1); 14 o más (2) (Upchurch, 1998).
22. Pleurocelos en vértebras cervicales anteriores y medias: presentes (0); ausentes (1) (modificado de Calvo y Salgado, 1995 por Calvo *et al.*, 2007a).
23. Pleurocelos cervicales divididos por una lámina o septo: presente (0); ausente (1) (Upchurch, 1998).
24. Prezigapófisis cervicales, largo relativo: facetas articulares que sobrepasan (0); o no sobrepasan (1) el centro vertebral (Salgado *et al.*, 1997).
25. Espinas neurales de las cervicales posteriores expandidas lateralmente, más anchas que el centro vertebral: ausente (0); presente (1) (González Riga, 2005).
26. Espinas neurales de la vértebras cervicales: altas (0); bajas (1) (Calvo y Salgado, 1995).
27. Espinas neurales de las vértebras cervicales anteriores: bífidas (0); indivisas (1) (Upchurch, 1998).
28. Vértebras cervicales posteriores, proporciones- relación alto total/ largo del centro vertebral: menor (0); o mayor (1) que 1.5 (modificado de Calvo y Salgado, 1995 por González Riga, 2005).
29. Fosa supradiapofisial en vértebras cervicales posteriores: ausente (0); poco profunda o reducida (1); profunda y extendida (2) (González Riga, 2005).

30. Centro de la vértebra cervical posterior, proporciones- relación entre el largo anteroposterior / alto de la cara posterior: >3 (0); entre 2,5 y 1,5 (1); menor a 1,5 (2) (modificado de Wilson, 2002 por Calvo *et al.*, 2007a).

#### Vértebras dorsales

31. Vértebras dorsales, número: 12 (0); 11 (1); 10 o menos (2) (modificado de Wilson y Sereno, 1998 por Calvo *et al.*, 2007a).

32. Espinas neurales de las vértebras dorsales, forma: bífida (0); indivisa (1) (McIntosh, 1990).

33. Vértebras dorsales anteriores, fosa infrapostzigapofisial: ausente (0); presente, no dividida (1); presente, dividida en dos fosas subtriangulares (2).

34. Espina neural de la vértebras dorsales anteriores inclinadas posteriormente más de 20° de la vertical: ausente (0); presente (1) (modificado de Wilson y Sereno, 1998 por Calvo *et al.*, 2007a).

35. Espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores, desarrollo dorsal: más (0); o menos (1) del 20 % del alto total de la vértebra (modificado de Sanz *et al.*, 1999 por González Riga, 2003).

36. Lámina prespinal en las vértebras dorsales: ausente (0); presente en el sector distal de la espina (1); presente a lo largo de toda la espina (2) (Salgado *et al.*, 1997).

37. Lámina centroparapofisial en las vértebras dorsales posteriores: ausente (0); presente (1) (Bonaparte y Coria, 1993).

38. Lámina centrodiapofisial ventralmente ancha o levemente bifurcada en las vértebras dorsales posteriores: ausente (0); presente (1) (Salgado *et al.*, 1997).

39. Articulación hipósfeno-hipantro en las vértebras dorsales: presente (0); ausente (1) (Salgado *et al.*, 1997).

40. Forma del pleurocelo en las vértebras dorsales: circular o elíptica (0); acuminada posteriormente (1) (Salgado *et al.*, 1997).

41. Estructura interna de las vértebras presacras camelada: ausente (0); presente (1) (modificado de Wilson y Sereno, 1998 por González Riga, 2003).

### Vértebras sacras

42. Vértebras sacras, número: cinco (0); seis o más (1) (McIntosh, 1990).

### Vértebras caudales

43. Primera vértebra caudal, tipo: platicélica (0); procélica (1); opistocélica (2); biconvexa (3) (Salgado *et al.*, 1997).

44. Cavidad interzigapofisial ancha y profunda, en vértebras caudales: ausente (0); presente (1) (Calvo *et al.*, 2007a).

45. Procesos transversos de las vértebras caudales: desaparecen en la caudal 15 (0); desaparecen en la caudal 10 (1) (Wilson, 2002).

46. Centro de las vértebras caudales anteriores y medias, proporciones: tan alta como ancha (0); deprimidas, más anchas que altas (1) (Salgado *et al.*, 1997).

47. Centros vertebrales caudales medios con la cara anterior fuertemente inclinada hacia adelante: ausente (0); presente (1) (Franco-Rosas *et al.*, 2004).

48. Forma de la carilla articular de los centros vertebrales caudales anteriores: no-procélico (0); levemente procélico (1); fuertemente procélico con cóndilos prominentes (2) (modificado de Salgado *et al.*, 1997 por González Riga, 2003).

49. Forma de la carilla articular de los centros vertebrales caudales medios: no-procélico (0); levemente procélico (1); fuertemente procélico con cóndilos prominentes (2) (modificado de Salgado *et al.*, 1997 por González Riga, 2003).

50. Canal neural en vértebras caudales anteriores, posición: ubicado en la mitad del centro vertebral (0); anteriormente (1); sobre el borde anterior (2) (Salgado *et al.*, 1997).

51. Borde anterodorsal de las espina neural de las vértebras caudales medias ubicado posteriormente al borde anterior de las postzigapófisis: ausente (0); presente (1) (Salgado *et al.*, 1997).

52. Espina neural de las vértebras caudales anteriores dirigidas anteriormente: ausente (0); presente (1) (Calvo *et al.*, 2007a).

53. Forma de la sección de la espina neural de las vértebras caudales más anteriores en vista dorsal: axialmente elongada (0); transversalmente elongada (1); cuadrangular (2) (Calvo *et al.*, 2007a).
54. Espina neural de las vértebras caudales medias, forma: corta anteroposteriormente (0); laminada y anteroposteriormente elongada (1) (modificado de González Riga, 2003 por Bonaparte *et al.*, 2006).
55. Largo proporcional de las prezigapófisis con respecto al largo del centro vertebral de las vértebras caudales medias: menos del 50 % (0); entre el 40 al 50% (1); más del 50 % (2) (modificado de González Riga 2003).
56. Depresión ventral dividida por un septo longitudinal en vértebras caudales anteriores y medias: ausente (0); presente (1) (Salgado y Azpilicueta, 2000).
57. Proceso postzigapofisial en vértebras caudales medias: ausente (0); presente (1) (Calvo *et al.*, 2007a).
58. Lámina interprezigapofisial bien desarrollada en vértebras caudales medias: ausente (0); presente (1) (Calvo *et al.*, 2007a).

#### Cintura y miembro anterior

59. Orientación de la cavidad glenoidea escapular: relativamente plana (0); biselada fuertemente hacia el lado medial (1) (Wilson y Sereno, 1998).
60. Húmero, ancho proximal con respecto al largo total: menor (0); o mayor (1) de un 50 % (González Riga, 2003).
61. Húmero, tipo de borde proximal: fuertemente curvo (0); recto o levemente curvo (1); sigmoidal (2) (modificado de Upchurch, 1998 por González Riga, 2002).
62. Proceso olecraneano de la ulna, desarrollo: prominente, se proyecta por encima de la articulación proximal (0); rudimentario, a nivel de la articulación proximal (1) (Wilson y Sereno, 1998).
63. Placas esternales, forma: subovales (0); semilunares (1) (Salgado *et al.*, 1997).
64. Placas esternales semilunares con un borde posterior recto: ausente (0); presente (1) (González Riga, 2003).
65. Coracoides, forma: subovales (0); cuadrangulares (1) (Salgado *et al.*, 1997).

66. Metacarpianos, facetas articulares distales para falanges: presentes (0); ausentes (1) (Salgado *et al.*, 1997).

#### Cintura y miembro posterior

67. Pubis, largo con respecto al largo del isquion: más corto o igual (0); más largo (1) (Salgado *et al.*, 1997).

68. Isquion, proceso posterior el doble o más que el largo de la articulación del pubis: presente (0); ausente (1) (modificado de Salgado *et al.*, 1997 por Calvo y González Riga, 2003).

69. Isquion, pedicelo ilíaco: corto y pobremente desarrollado (0); esbelto y bien desarrollado (1); ancho y bien desarrollado (2) (Calvo y González Riga, 2003).

70. Forma del lóbulo preacetabular del ilion: expandido moderadamente (0); generalmente expandido y dirigido hacia arriba (1) (Salgado *et al.*, 1997).

71. Orientación del lóbulo preacetabular del ilion: casi vertical (0); casi horizontal y proyectado lateralmente (1) (Salgado *et al.*, 1997).

72. Orientación relativa del pedicelo púbico del ilion: en ángulo (0); perpendicular al eje del sacro (1) (Salgado *et al.*, 1997).

73. Relación húmero / fémur 0.90 o mayor: ausente (0); presente (1) (McIntosh, 1990).

74. Comba lateral del fémur, por debajo del trocánter mayor: ausente (0); presente (1) (McIntosh, 1990).

75. Extremo distal de la tibia más expandida transversalmente que anteroposteriormente: ausente (0); presente (1) (Salgado *et al.*, 1997).

76. Metatarsiano I, largo: metatarsiano más corto (0); metatarsiano V es más corto que el metatarsiano I (1) (Curry Rogers, 2005).

#### Osteodermos

77. Osteodermos: ausentes (0); presentes (1) (Sanz *et al.*, 1999).

## CAPITULO VII

### ANÁLISIS DE LA ANATOMÍA BLANDA

---

Los estudios de reconstrucción de la anatomía blanda en arcosaurios extintos datan de la primera parte del siglo XX con los trabajos pioneros realizados por Gregory y Camp (1918) y Romer (1923b, 1927) sobre dinosaurios saurisquios y ornitisquios. Posteriormente, la temática volvió a tener vigencia desde la segunda mitad del siglo XX hasta comienzos del siglo XXI (Borsuk-Bialynicka 1977; Walker, 1977; Tarsitano, 1981; Perle, 1985; Gatesy, 1990; Dilkes, 2000; Hutchinson y Gatesy, 2000; Hutchinson, 2001a, 2001b; Carrano y Hutchinson, 2002; Hutchinson, 2002). Borsuk-Bialynicka fue la única que trató la musculatura de un dinosaurio saurópodo con cierto detalle (*Opisthocoelicaudia skarzynskii* Borsuk-Bialynicka, 1977). Recientemente fue publicada la reconstrucción de la musculatura proximal del miembro posterior de *Neuquensaurus australis*; la primera que se desarrolla en un saurópodo titanosaurio de nuestro país (Otero y Vizcaino, 2008). La problemática de la reconstrucción de la musculatura y función en el grupo de los Sauropodomorpha es de difícil abordaje por tratarse de un grupo sin representantes vivientes, pero su interés se manifiesta en el creciente número de análisis abordados en diferentes tesis doctorales inéditas en diferentes partes del mundo (Wilhite, 2003; Remes, 2008; Flechner, 2009).

La reconstrucción de la musculatura de *Bonitasaura* está basada en el reconocimiento de áreas de origen e inserción muscular en el material óseo,



infiriendo su desarrollo y posible función a través del método EPB (Witmer, 1995). Dicho método permite el reconocimiento y la disposición de tejidos blandos en taxones extintos mediante la correlación de dichas estructuras en organismos actuales y filogenéticamente relacionados, más específicamente, los grupos externos basales y derivados más cercanos al grupo fósil en estudio.

Asimismo, puede reconocerse tanto la presencia como la ubicación de un músculo con diferentes grados de especulación (*“level of inferences”* de Witmer, 1995, 1997). Por lo tanto, la presencia de un determinado músculo que se encuentre presente en los grupos vivientes externos al grupo fósil en cuestión (para el caso de arcosaurios, cocodrilos y aves), será inferida a un “nivel I de inferencia”. Si sólo se encuentra en uno de los grupos externos al taxón fósil en estudio, se inferirá su presencia a un “nivel II de inferencia”. Si no se encontrare presente en los grupos externos actuales, su presencia en el grupo fósil será considerada como altamente especulativa en un “nivel III de inferencia”. Adicionalmente, si no se reconoce un correlato óseo conclusivo sobre la presencia de un determinado tejido blando, se inferirá su presencia con los niveles I’, II’ y III’.

En el presente análisis se describirán los principales grupos musculares reconocidos en las disecciones de arcosaurios actuales, para luego inferir los grupos, disposición y función en el esqueleto de *Bonitasaura*. Si bien en forma altamente especulativa, los músculos que posean su origen o inserción inferidos a un nivel II’ serán analizados, discutidos y reconstruidos. Aquellos músculos con origen e inserción inferidos a un nivel II’ serán analizados, discutidos pero no reconstruidos. No se realizarán inferencias sobre músculos a nivel III o III’.

### **Regiones anatómicas analizadas y reconstrucción muscular**

Se ha hecho hincapié fundamentalmente en el reconocimiento de 37 músculos de la región pélvica y miembro posterior. Principalmente el análisis se basó en el reconocimiento observado en los materiales de arcosaurios actuales disectados, aunque ciertos grupos musculares fueron reconocidos y analizados

mediante la bibliografía disponible (*i.e.* musculatura distal del miembro posterior).

El enfoque mencionado para la región pélvica y miembro posterior, se debe principalmente a la naturaleza de los restos preservados del material holotípico. Si bien se han analizado y reconocido los grupos musculares involucrados en la cintura escapular y el miembro anterior de los arcosaurios actuales por medio de las disecciones musculares, dichas áreas están pobremente representadas en *Bonitasaura*, por lo que se optó por descartar la reconstrucción de la misma.

En cambio, los elementos de la cintura pélvica (con excepción del ilion) y el miembro posterior están bien representados y constituyen una buena oportunidad para el reconocimiento de la musculatura implicada.

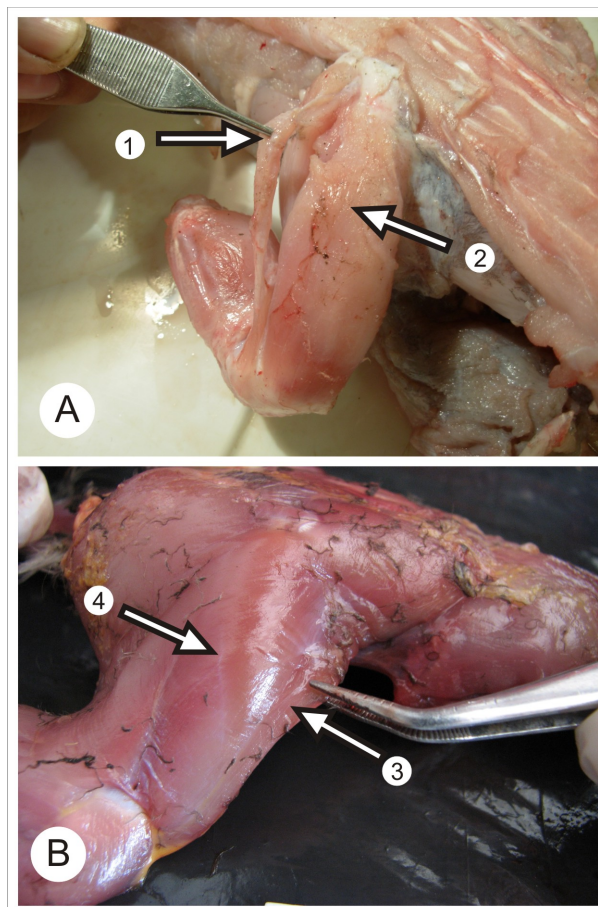
## **Región pélvica y miembro posterior**

### **Grupo *Triceps Femoris***

***Mm. iliotibiales (IT)***. Son músculos superficiales, de gran desarrollo y fibras paralelas. Se reconocen tres ramas separadas, tanto en cocodrilos como en aves; todas con una inserción tendinosa que cubre la porción anterolateral del fémur. Las tres ramas se originan en el margen dorsolateral del ilion. El *M. iliotibialis* 1 (IT1) (*M. iliotibialis cranialis* en aves) se origina en la superficie más anterior del ilion. Se trata de una pequeña porción que no se puede discriminar de la segunda rama en cocodrilos, pero sí en las aves. Por su parte, en cocodrilos, la rama media y la de mayor tamaño, que corresponde al *M. iliotibialis* 2 (IT2), se origina del borde dorsolateral del ilion, cubriendo en parte los músculos extensores de la tibia. En tanto, la rama posterior y más pequeña es el *M. iliotibialis* 3 (IT3), que surge inmediatamente por detrás del IT2. Estas dos últimas porciones observadas en cocodrilos son homólogas al *M. iliotibialis lateralis* de las aves.

		Crocodylia	Aves
Grupo Triceps Femoris			
1	IT1	<i>M. iliotibialis 1</i>	<i>M. iliotibialis anterior</i>
2	IT2	<i>M. iliotibialis 2</i>	<i>M. iliotibialis lateralis</i>
3	IT3	<i>M. iliotibialis 3</i>	<i>M. iliotibialis lateralis</i>
4	AMB	<i>M. ambiens</i>	<i>M. ambiens</i>
5	FMTI	<i>M. femorotibialis externus</i>	<i>M. femorotibialis lateralis</i>
6	FMTI	<i>M. femorotibialis internus</i>	<i>Mm. femorotibialis medialis e intermedius</i>
7	ILFB	<i>M. iliofibularis</i>	<i>M. iliofibularis</i>
Grupo Dorsal profundo			
8	IF	<i>M. iliofemoralis</i>	<i>M. iliofemoralis externus y M. iliotrochantericus caudalis</i>
9	PIF1	<i>M. puboischiofemoralis internus 1</i>	<i>M. iliofemoralis internus</i>
10	PIF2	<i>M. puboischiofemoralis internus 2</i>	<i>Mm. iliotrochantericus cranialis y medius</i>
Grupo Flexor cruris			
11	PIT	<i>M. puboischiotibialis</i>	ausente
12	FTI1	<i>M. flexor tibialis internus 1</i>	ausente
13	FTI2	<i>M. flexor tibialis internus 2</i>	ausente
14	FTI3	<i>M. flexor tibialis internus 3</i>	<i>M. flexor cruris medialis</i>
15	FTE	<i>M. flexor tibialis externus</i>	<i>M. flexor cruris lateralis pars pelvica</i>
Mm. Adductores femores			
16	ADD1	<i>M. adductor femoris 1</i>	<i>M. puboischiofemoralis pars medialis</i>
17	ADD2	<i>M. adductor femoris 2</i>	<i>M. puboischiofemoralis pars lateralis</i>
Mm. Puboischiofemorales externi			
18	PIFE1	<i>M. puboischiofemoralis externus 1</i>	<i>M. obturatorius lateralis</i>
19	PIFE2	<i>M. puboischiofemoralis externus 2</i>	<i>M. obturatorius medialis</i>
20	PIFE3	<i>M. puboischiofemoralis externus 3</i>	ausente
21	ISTR	<i>M. ischiochantericus</i>	<i>M. ischiofemoralis</i>
Mm. Caudofemorales			
22	CFB	<i>M. caudofemoralis brevis</i>	<i>M. caudofemoralis pars pelvica</i>
23	CFL	<i>M. caudofemoralis longus</i>	<i>M. caudofemoralis pars caudalis</i>
Mm. Gastrocnemii			
24	GE	<i>M. gastrocnemius externus</i>	<i>Mm. gastrocnemius pars lateralis y pars intermedia</i>
25	GI	<i>M. gastrocnemius internus</i>	<i>M. gastrocnemius pars medialis</i>
Grupo Flexor digital			
26	FDL	<i>M. flexor digitorum longus</i>	<i>M. flexor digitorum longus</i>
27	FDB	<i>M. flexor digitorum brevis</i>	ausente
28	FHL	<i>M. flexor hallucis longus</i>	<i>M. flexor hallucis longus</i>
Grupo Extensor digital			
29	EDL	<i>M. extensor digitorum longus</i>	<i>M. extensor digitorum longus</i>
30	EDB	<i>M. extensor digitorum brevis</i>	ausente
31	EHL	<i>M. extensor hallucis longus</i>	<i>M. extensor hallucis longus</i>
32	TA	<i>M. tibialis anterior</i>	<i>M. tibialis cranialis</i>
33	PP	<i>M. pronator profundus</i>	ausente
34	POP	<i>M. popliteus</i>	<i>M. popliteus</i>
35	IC	<i>M. interosseus cruris</i>	ausente
36	FL	<i>M. fibularis longus</i>	<i>M. fibularis longus</i>
37	FB	<i>M. fibularis brevis</i>	<i>M. fibularis brevis</i>

**Tabla 7-** Homologías de la musculatura pélvica y del miembro posterior de arcosaurios vivos.



**Figura 72-** *Mm. iliotibiales* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, IT3; 2, IT1 + IT2); **B**, *Nothura darwinii* (3, *M. iliotibialis cranialis*; 4, *M. iliotibialis lateralis*).

Las tres ramas convergen con el *M. ambiens* y el *M. femorotibialis*, generando el tendón extensor de la rodilla que se inserta sobre toda la superficie de la cresta cnemial de la tibia.

La reconstrucción de este músculo en *Bonitasaura* es altamente especulativa en relación a su origen, debido a la ausencia del ilion. Sin embargo, se infiere su ubicación comparando con el titanosaurio *Opisthocoelicaudia* (Borsuk-Bialynicka, 1977, fig. 12) y *Neuquensaurus* (Otero y Vizcaino, 2008) sobre el borde dorsolateral del ilion y abarcando en gran medida el lóbulo preacetabular. En tanto, la inserción sobre la cresta cnemial se infiere en un nivel I.

La función principal de los *Mm. iliotibiales* es extender la articulación femorotibial. Sin embargo, este músculo también ayuda al *M. iliofemoralis* en la abducción y en la flexión de la pierna. Tanto en aves como en dinosaurios no

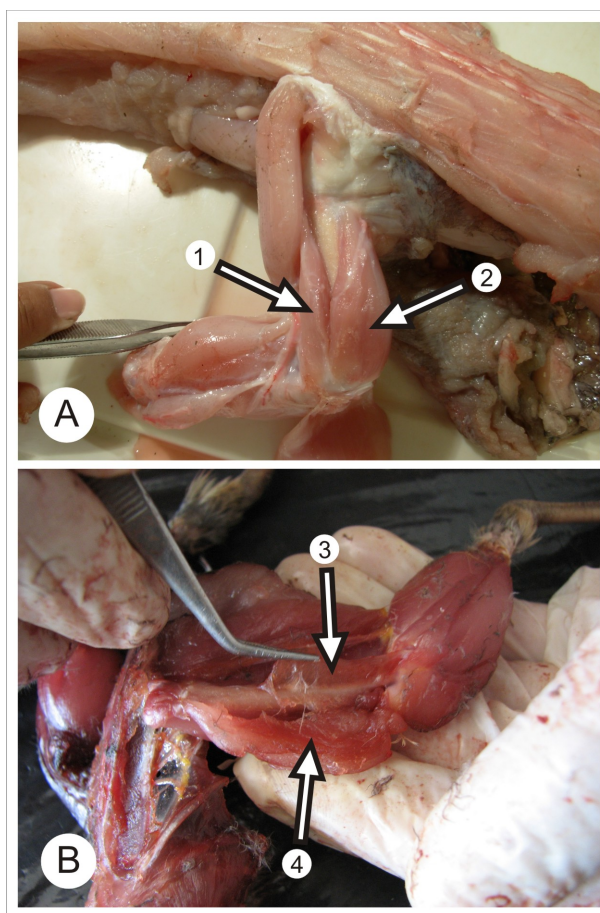
avianos de estricta marcha parasagital, el lóbulo preacetabular del ilion se encuentra ampliamente desarrollado siempre en un plano sagital. Es así que gran parte de esta musculatura, en especial el IT1, se origina sobre el borde dorsal de esta proyección, incrementando su función flexora y extensora. En los saurópodos diplodocoideos, el lóbulo preacetabular se mantiene en el mismo plano sagital del ilion. En los titanosaurios, en cambio, el lóbulo preacetabular apunta hacia fuera y su superficie se orienta en posición vertical (en vista lateral) representando un cambio en la orientación del origen del *M. iliotibialis*, al menos en su porción más anterior (presumiblemente IT1). Esto se traduce fundamentalmente en la importante componente antero-posterior de la línea de acción de este músculo (Wilson y Carrano, 1999; Otero y Vizcaino, 2008), incrementando su función flexora-extensora, pero alejándola del plano acetabular, esto último también relacionado a la postura más amplia (*wide-gauge*) de los miembros en los titanosaurios.

***M. ambiens* (AMB).** En reptiles basales y en Neornithes el *M. ambiens* está compuesto por una rama simple que se origina en el tubérculo del pubis (Vanden Berge y Zweers, 1993; Hutchinson, 2001a; Carrano y Hutchinson, 2002). Aunque en los cocodrilos actuales se reconocen dos ramas distintivas de este músculo, en los ejemplares disectados de *Caiman latirostris* sólo se ha reconocido una rama, que se ubica en toda la superficie del proceso ambiens del pubis, por delante del acetábulo. Se inserta en la cresta cnemial de la tibia junto con el *Mm. iliotibiales* y el *Mm. femorotibialis*. Existe un segundo tendón que pasa a través del tendón extensor de la rodilla y se une a la rama externa del *M. gastrocnemius*.

En *Bonitasaura*, al igual que en otros macronarios, el proceso ambiens no se reconoce como tal, aunque puede inferirse el origen de este músculo en el borde anterodorsal del pubis (nivel I). En tanto que su inserción sobre la rugosa cresta cnemial de la tibia se infiere a nivel (I), la segunda inserción tendinosa, sobre la rama externa del *M. gastrocnemius*, se infiere a nivel (I').

El músculo *ambiens* extiende la articulación femorotibial fundamentalmente en cocodrilos y también contribuye a la aducción de la pierna en organismos que presentan una postura parasagital como las aves.

**Mm. femorotibiales (FMT).** Estos músculos se componen en cocodrilos de dos ramas (*M. femorotibialis externus*/ FMTE y *M. femorotibialis internus*/ FMTI), con fibras pinnadas de origen carnoso que cubren casi toda la diáfisis femoral. En aves, el FMTE se corresponde con el *M. femorotibialis lateralis* y el FMTI con el *M. femorotibialis medialis* y el *M. femorotibialis intermedius*.



**Figura 73-** *Mm. femorotibiales* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, FMTE; 2, FMTI); **B**, *Nothura darwinii* (3, *M. femorotibialis lateralis*; 4, *M. femorotibialis medialis* + *M. femorotibialis intermedius*).

En cocodrilos, están separadas lateralmente por medio del *M. iliofemoralis*. La porción medial y más grande (FMTI) se origina en la cara anterior del fémur, profundamente respecto al IT2, e incluye la porción medial de la diáfisis hasta el borde distal del fémur. La rama de menor tamaño (FMTE) se origina en la superficie posterior del fémur, justo detrás del lugar de inserción de *M. iliofemoralis*. Ambas áreas de inserción se encuentran espacialmente separadas por una línea longitudinal llamada *linea intermuscularis cranialis* (Hutchinson, 2001b). Las dos ramas de este músculo se insertan en la cresta cnemial, a través de un tendón común con los *Mm. iliotibiales* y el *M. ambiens*.

En *Bonitasaura* no se reconoce la *linea intermuscularis cranialis* pero se infiere (a un nivel I') un origen amplio del *Mm. femorotibialis* sobre la cara anterior y medial del fémur en toda su extensión. Asimismo, su inserción se reconoce en la superficie rugosa de la cresta cnemial de la tibia (nivel I).

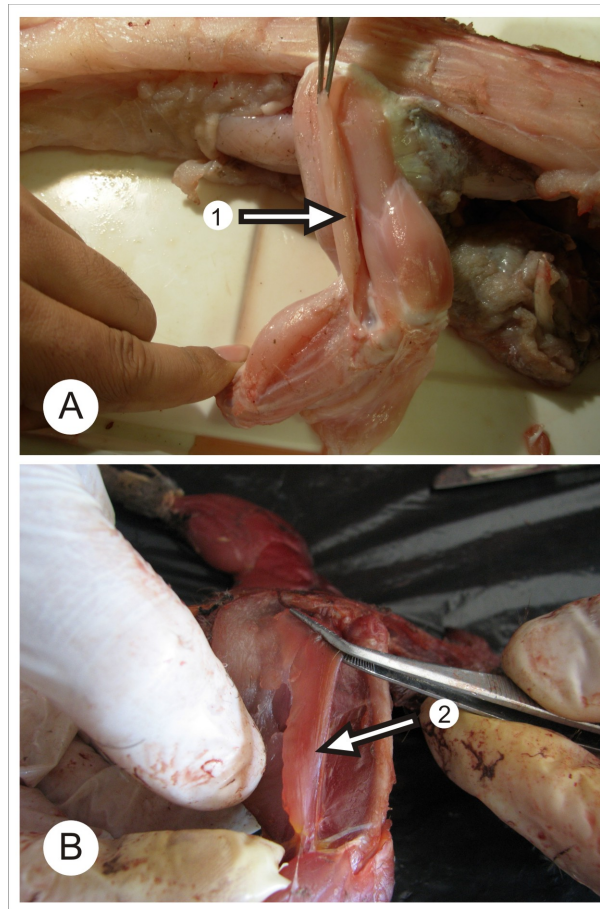
El músculo *femorotibialis* es uno de los extensores de la rodilla. Su acción consiste en extender la articulación femorotibial.

***M. iliofibularis (ILFB)***. El músculo *iliofibularis* es un músculo delgado y fusiforme, con fibras paralelas, que se coloca detrás de los *Mm. iliotibiales* y por delante del grupo *Flexor cruris*. Su origen en cocodrilos se ubica sobre la superficie dorsolateral del lóbulo postacetabular del ilion, por debajo del IT2 y sobre el origen del *M. iliofemoralis*. En aves, su origen alargado se ubica sobre la cresta postacetabular del ilion, por debajo del origen del *M. iliotibialis lateralis*. Se inserta de forma tendinosa en la superficie anterolateral de la fíbula, sobre una tenue cicatriz. Además, un tendón secundario se inserta en la región de origen del *M. gastrocnemius*, cerca del tendón secundario del CFL.

En *Bonitasaura* el origen es especulativo como para todos los músculos involucrados en el ilion, el cual no se ha preservado. Se infiere su ubicación en la región postacetabular del ilion como en *Opisthocoelicaudia*, *Neuquensaurus* y otros neosaurópodos (Borsuk-Bialynicka, 1977; Otero y Vizcaino, 2008; Wilhite, 2003). Su punto de inserción se ubica en el trocánter lateral de la fíbula, la cual es rugosa y



alargada longitudinalmente (nivel I). El músculo *iliofibularis* flexiona la articulación de la rodilla.



**Figura 74-** *M. iliofibularis* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, ILFB); **B**, *Nothura darwinii* (2, ILFB).

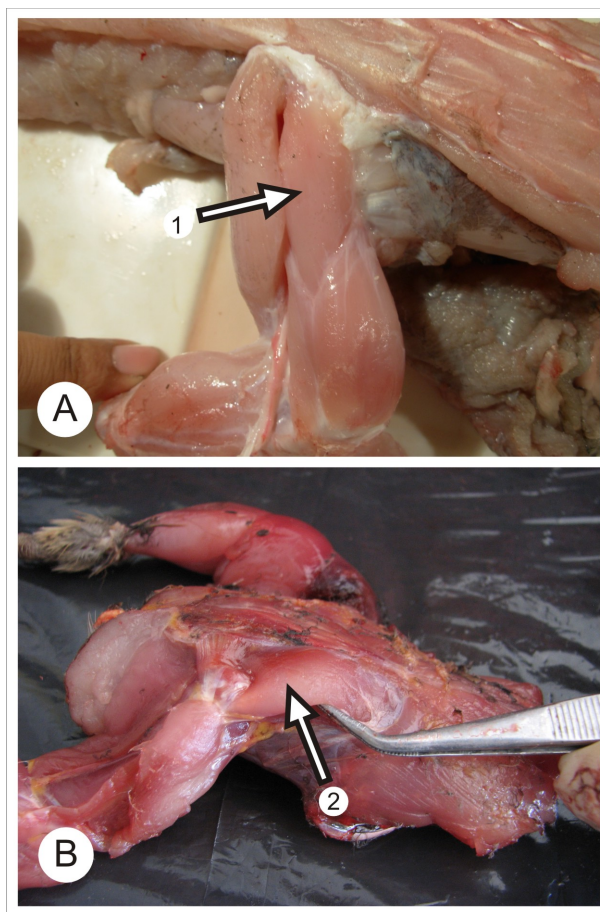
### Grupo dorsal profundo

Los músculos derivados de este grupo tienen una historia controvertida y sus homologías no son claras (Rowe, 1986; Carrano y Hutchinson, 2002). En Reptilia se ha reconocido la presencia de dos masas embrionarias relacionadas a este grupo muscular (Rowe, 1986). Sin embargo, la controversia se mantiene sobre las homologías de los músculos derivados de esas masas embrionarias. Por un lado, los reptiles no-arcosaurios y los cocodrilos muestran un único músculo derivado de una de las masas embrionarias que corresponde al *M. iliofemoralis*, mientras que en Neornithes derivan dos músculos (*M. iliofemoralis externus* / IFE and *M. iliotrochantericus caudalis* / ITC). La segunda masa embrionaria, en tanto, se divide



en tres ramas en reptiles no-arcosaurios (*M. puboischiofemoralis internus 1* / PIFI1, *M. puboischiofemoralis internus 2* / PIFI2, and *M. puboischiofemoralis internus 3* / PIFI3), y dos en cocodrilos (PIFI1 y PIFI2) (Rowe, 1986; Hutchinson, 2001a; Carrano y Hutchinson, 2002).

***M. iliofemoralis (IF)*.** Se trata de un músculo de fibras longitudinales y sin divisiones en cocodrilos. Tiene un origen carnoso en la superficie lateral del ilion, por debajo de la segunda rama del IT, por encima del grupo *Flexor cruris* y el acetábulo. Se inserta en la superficie lateral del fémur entre el FMTI y el FMTE. En las aves, *M. iliofemoralis externus* y el *M. iliotrochantericus caudalis* se originan de la superficie media y anterior de la lámina iliaca, respectivamente. *M. iliofemoralis externus* se inserta distalmente al *Trochanter femoris*, sobre la cara lateral, en tanto que el *M. iliotrochantericus caudalis* lo hace sobre el *Trochanter femoris*.



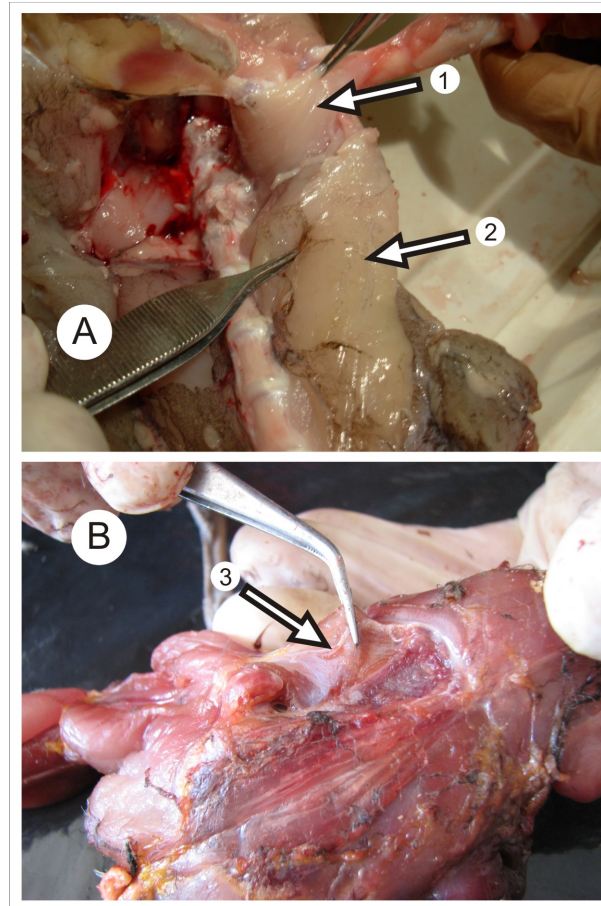
**Figura 75-** *M. iliofemoralis* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, IF); **B**, *Nothura darwinii* (2, *M. iliotrochantericus caudalis*).

En *Bonitasaura*, se infiere el origen sobre la hoja ilíaca, principalmente en su parte media, como en *Opisthocoelicaudia*. Sin embargo, la condición de un lóbulo preacetabular dirigido hacia afuera, como la presente en los titanosaurios, estaría también condicionando el desarrollo de la superficie de origen así como las principales líneas de acción de este músculo, como sucede con el *M. iliotibialis* discutido previamente. El *M. iliofemoralis* se habría insertado en el trocánter mayor del fémur (nivel II'), como ha sido también propuesto en *Opisthocoelicaudia*.

El músculo *iliofemoralis* fundamentalmente abduce la pierna y estabiliza el fémur en el acetábulo (Wilhite, 2003).

***M. puboischiofemoralis internus 1 (PIFI1)***. Es un músculo de forma triangular que surge de la superficie medioventral del ilion en cocodrilos, mientras que en aves (*M. iliofemoralis internus*) lo hace desde una pequeña fosa preacetabular ubicada sobre la cara lateroventral del ilion, entre el proceso preacetabular y el pedicelo púbico. A partir de allí, rodea al ilion por su borde anterior, sobre el pedicelo púbico, y se orienta paralelo al *M. puboischiofemoralis internus 2*. Se inserta en la superficie medial de la región proximal del fémur, anteriormente al cuarto trocánter y cerca de la inserción del *M. caudofemoralis longus*, en cocodrilos. En las aves se inserta en la superficie posteromedial del proximal del fémur.

***M. puboischiofemoralis internus 2 (PIFI2)***. En cocodrilos, éste es un músculo ancho y triangular con fibras longitudinales. Se origina en las caras proximales y ventrales de los procesos transversos, así como en las caras laterales de las últimas siete vértebras dorsales. Se inserta en forma tendinosa en dos puntos separados sobre la región dorsolateral del fémur. En aves, sus músculos homólogos (*M. iliotrochantericus cranialis* y *M. iliotrochantericus medius*) se originan en la región anteroventral del *Ala preacetabularis* del ilion y se insertan en la región media y distal de la cresta trocantérica del fémur.



**Figura 76-** *Mm. puboischiofemorales interni* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, PIFI1; 2, PIFI2); **B**, *Nothura darwinii* (3, *M. iliotrochantericus cranialis*).

En *Bonitasaura* se infiere un origen para el PIFI1 y PIFI2 sobre la cara lateral y anterior del pedicelo púbico del ilion como así también del borde ventral del lóbulo preacetabular. En tanto que sus inserciones (nivel I') se infieren sobre el borde proximomedial y proximolateral del fémur, respectivamente.

Los músculos PIFI 1 y PIFI 2 intervienen en la protracción del fémur y contribuyen en la aducción.

### **Grupo *Flexor cruris***

Las homologías de este grupo muscular ('long flexors' *sensu* Romer 1923b) son difíciles de establecer para la evolución de los reptiles (Romer, 1923b; Hutchinson, 2001a, 2002). Sin embargo, es bien sabido que los cocodrilos presentan el esquema más completo para este grupo muscular y que en las aves se encuentra

bastante reducido (Reese, 1915; Romer, 1923b; Vanden Berge y Zweers, 1993; Hutchinson, 2001a, 2002; Carrano y Hutchinson, 2002; Wilhite, 2003; Lecuona, 2007). El grupo *Flexor cruris* está compuesto por fibras fusiformes, alargadas y paralelas, ubicadas en la parte posterior de la pierna. Se reconocen seis ramas en la mayoría de los cocodrilos, las cuales se extienden desde la pelvis hasta la articulación femorotibial, dispuestos en dos grupos muy distintivos (*sensu* Romer, 1923b): un grupo externo, compuesto por el *M. puboischiotibialis* (PIT) y dos ramas del *M. flexor tibialis internus* (*M. flexor tibialis internus 1* / FTI1 y el *M. flexor tibialis internus 2* / FTI2) y un grupo interno, integrado por las otras dos ramas del *M. flexor tibialis internus* (*M. flexor tibialis internus 3* / FTI3 y el *M. flexor tibialis internus 4* / FTI4) y el *M. flexor tibialis externus* (FTE). En los especímenes disectados de *Caiman* no se reconoció al *M. flexor tibialis internus 4* (*contra* Lecuona, 2007). En las aves, el grupo se reduce al *M. flexor cruris medialis* y al *M. flexor cruris lateralis pars pelvica*.

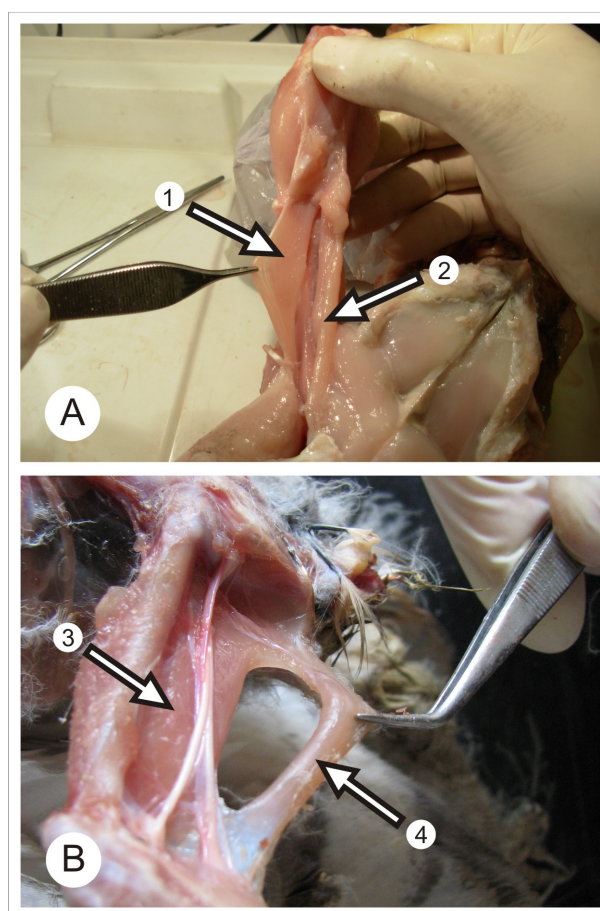
***M. puboischiotibialis* (PIT).** En cocodrilos, éste es un músculo pequeño que surge de una cicatriz sobre la superficie anterolateral del isquion, por sobre el extremo proximal del proceso obturador. Se inserta en la cara proximomedial de la tibia. En las aves este músculo está ausente.

En *Bonitasaura* no se observa ningún correlato óseo con las zonas esperadas de origen e inserción de este músculo, es decir, sobre el pedicelo púbico del isquion y sobre la superficie proximomedial de la tibia respectivamente. Teniendo en cuenta que sólo se presenta en uno de los dos grupos de arcosaurios vivientes, se infiere su presencia con alto grado de especulación (nivel II').

En cocodrilos el *M. puboischiotibialis* contribuye en la aducción de la pierna (Hutchinson y Gatesy, 2000).

***Mm. flexores tibiales interni* (FTI).** Tres de las cinco ramas del grupo *Flexor cruris* (no se reconoció el FTI4), presente en el ejemplar de *C. latirostris* disectado, corresponden a los músculos *flexores tibiales interni*. La primera (FTI1) se origina desde una leve cicatriz localizada en la superficie posterodorsal del isquion. Se

inserta proximalmente en la cara posteromedial de la tibia, después de unirse con el FTI2 y el PIT. El músculo FTI2 se origina en la cara posterolateral del ilion y se inserta junto con el FTI1 y el PIT en la superficie posteromedial de la tibia. La tercera rama de este grupo (FTI3) nace en la tuberosidad isquiática (véase también Lecuona, 2007). Se inserta a través de un tendón común con el FTE en una pequeña cicatriz en la región proximomedial de la tibia. En aves, el *M. flexor cruris medialis* se origina de la superficie lateral del isquion, en su extremo más posterior y ventral. Se inserta en forma tendinosa sobre el extremo proximomedial del tibiotarso junto con el *M. flexor cruris lateralis*.



**Figura 77-** Grupo *Flexor cruris* en arcosaurios vivos. **A,** *Caiman latirostris* (1, FTI3; 2, FTI1); **B,** *Tyto alba* (3, *M. flexor cruris medialis*; 4, *M. flexor cruris lateralis pars pelvica*).

En *Bonitasaura*, al igual que en otros titanosaurios como *Opisthocoelicaudia* y *Neuquensaurus*, se observa una protuberancia rugosa sobre la superficie lateral del isquion, a media altura y ubicada cerca del borde posterior. Aquí se infiere el

origen del *M. flexor tibialis internus* 3 (nivel I). El FTI 3 se habría insertado sobre la superficie posteromedial del extremo proximal de la tibia compartiendo un tendón de inserción con el *M. flexor tibialis externus* (nivel I'). La reconstrucción del desarrollo de los FTI1 y FTI2 es altamente especulativa debido a su desarrollo distintivo entre los arcosaurios actuales, como así también en el correlato osteológico en el material fósil (nivel II').

El músculo *flexor tibialis internus* es el músculo flexor más importante de la articulación femorotibial.

***M. flexor tibialis externus* (FTE).** Tanto en cocodrilos como en aves (*M. flexor cruris lateralis pars pélvica*) se origina sobre la cara lateral del ilion, detrás del sitio de origen del IT3 y sobre el origen del FTI2. Se inserta en el aspecto proximomedial de la tibia, compartiendo un tendón común con FTI3.

En *Bonitasaura* se infiere su origen en una posición similar y su inserción sobre el extremo proximal de la tibia, en su aspecto posteromedial junto con el FTI3 (nivel I').

El músculo *flexor tibialis externus* también contribuye en la flexión femorotibial.

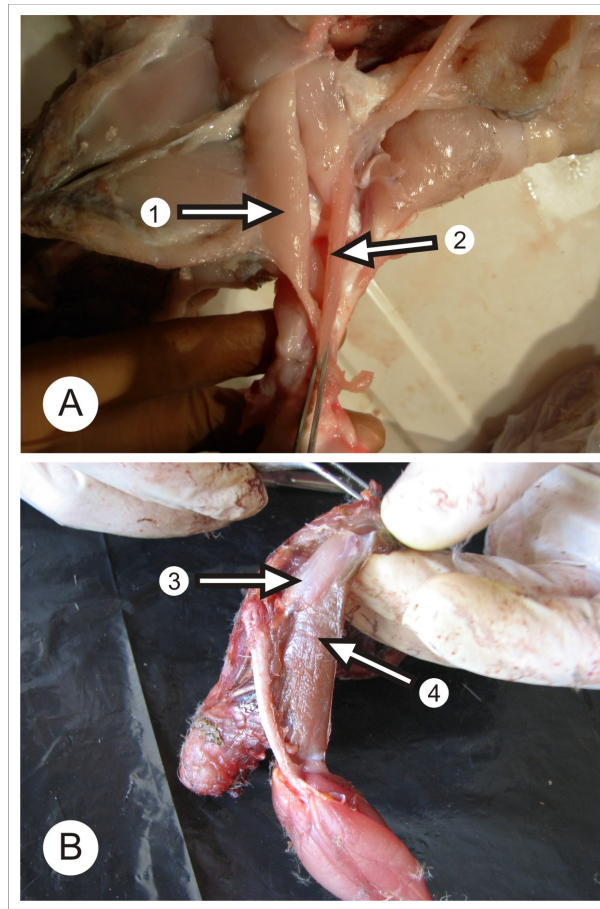
### ***Mm. adductores femores* (ADD)**

El grupo *adductores femores* está compuesto por dos ramas reconocibles con fibras longitudinales y forma triangular. En arcosaurios vivientes, ambas partes se originan de la superficie lateral del isquion y se insertan en la superficie posterior de la diáfisis femoral.

El músculo *adductor femoris* 1 (ADD1) (*M. puboischiofemoralis pars medialis* de las aves) se origina en forma carnosa sobre la superficie anterolateral del isquion, cerca del proceso obturador. El músculo *adductor femoris* 2 (ADD2) (*M. puboischiofemoralis pars lateralis* de las aves) tiene su origen en la parte posterolateral del isquion y en cocodrilos está separado del ADD1 por medio del *M. puboischiofemoralis externus* 3 (PIFE3). Ambas ramas se insertan a lo largo de la



superficie posterior de la diáfisis del fémur hasta el comienzo de los cóndilos distales del fémur.



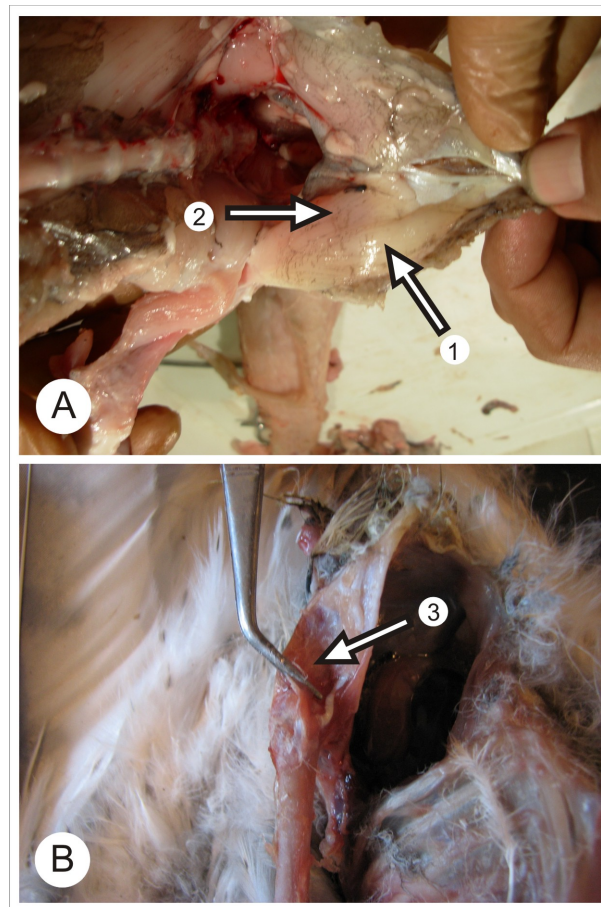
**Figura 78-** *Mm. adductores femores* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, ADD1; 2, ADD2); **B**, *Nothura darwinii* (3, *M. puboischiofemoralis pars medialis*; 4, *M. puboischiofemoralis pars lateralis*).

En *Bonitasaura* no se observa un correlato osteológico que determine el origen de ambas ramas, pero se infiere su origen en la superficie lateral del isquion (nivel I'). Su inserción se infiere sobre la superficie posterior del fémur (nivel I') como en arcosaurios actuales y como se ha reconocido para otros titanosaurios (Borsuk-Bialynica, 1977; Otero y Vizcaino, 2008).

Estos músculos son los principales músculos aductores del fémur y también contribuyen a la retracción de los miembros.

### ***Mm. Puboischiofemorales externi* (PIFE)**

En reptiles no-arcosaurios este músculo es indiviso (Hutchinson, 2001a), a diferencia de lo que se observa en arcosaurios, donde se reconocen tres ramas en los cocodrilos y dos en las aves (*Mm. obturatorii lateralis y medialis*) (Reese, 1915; Romer, 1923a; Hutchinson, 2001a; Wilhite, 2003). Éstas se originan de forma carnosa en la región pélvica y se insertan a través de un tendón en la superficie proximal del fémur.



**Figura 79-** *Mm. Puboischiofemorales externi* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (**1**, PIFE1; **2**, PIFE2); **B**, *Tyto alba* (**3**, *M. obturatorius medialis*).

***M. puboischiofemoralis externus 1* (PIFE1).** En cocodrilos, este músculo (en forma de abanico) se origina a lo largo de la superficie anteromedial y dorsal del pubis y el cartílago prepúbico. Se inserta en el trocánter mayor del fémur, a través de un tendón común con *M. puboischiofemoralis externus 2* and *3*. En las aves, *M.*



*obturatorius lateralis* se origina sobre el margen posteroventral del foramen obturador y se inserta en el *Trochanter femoris*.

***M. puboischiofemoralis externus 2 (PIFE2)***. Se origina en la superficie lateral (ventral) del pubis y el cartílago prepúbico, compartiendo la inserción con PIFE 1 y PIFE 3. En aves, el *M. obturatorius medialis* llena la fenestra isquiopúbica y la parte posterior del foramen ilioisquiático, pasa a través del foramen obturador y se inserta en el *Trochanter femoris*.

***M. puboischiofemoralis externus 3 (PIFE3)***. Este músculo se origina en la cara lateral del isquion (“proceso obturador” *sensu* Hutchinson, 2001a; Carrano y Hutchinson, 2002) entre los ADD1 y ADD2. Comparte su inserción con PIFE1 y PIFE2.

En *Bonitasaura* se infiere la presencia de este músculo, con diferentes niveles de inferencia según la rama de la que se trate. El origen de las ramas PIFE 1 y PIFE 2 se infiere sobre el margen dorsomedial y ventrolateral del pubis respectivamente (nivel II’), mientras que el PIFE 3 se originaría sobre la cara lateral del isquion, en una posición similar a lo observado en cocodrilos (nivel II’). La inserción de los PIFE 1 y 2 se infieren a nivel (I’), mientras que el PIFE 3 a un nivel (II’), todas sobre el trocánter mayor del fémur.

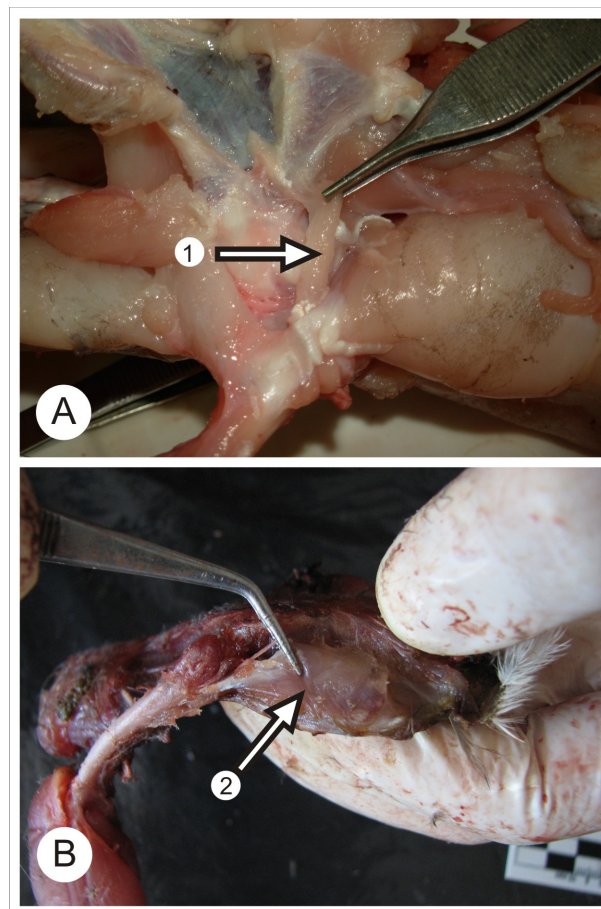
Los músculos PIFE1 y PIFE2 extienden y rotan el fémur anterolateralmente, y también contribuyen en la aducción de la pierna junto al músculo *puboischiofemoralis externi 3*.

***M. ischiotrochantericus (ISTR)***. En cocodrilos, el *M. ischiotrochantericus* es un músculo simple que surge de la superficie medial de la hoja isquiática, mientras que en Neornithes su homólogo - el *M. ischiofemoralis* (ISF)- se origina en la superficie lateral del isquion, la membrana ilioisquiática, la membrana isquiopúbica, y algunas veces de la superficie ventral de las vértebras posteriores del sinsacro (Vanden Berge, 1982; Hutchinson, 2001a). Se inserta en la región proximoposterior de la

diáfisis femoral, por encima de la zona de inserción del *M. caudofemoralis longus* (CFL).

En *Bonitasaura* se infiere su origen en una depresión ovoidal alojada sobre la superficie medial y posterior del pedicelo ilíaco del isquion (nivel I), y su inserción sobre el borde posterolateral del segmento proximal del fémur, en lo que presumiblemente sea la repisa trocántérica (nivel I').

El *M. ischiotrochantericus* extiende y rota al fémur lateralmente.

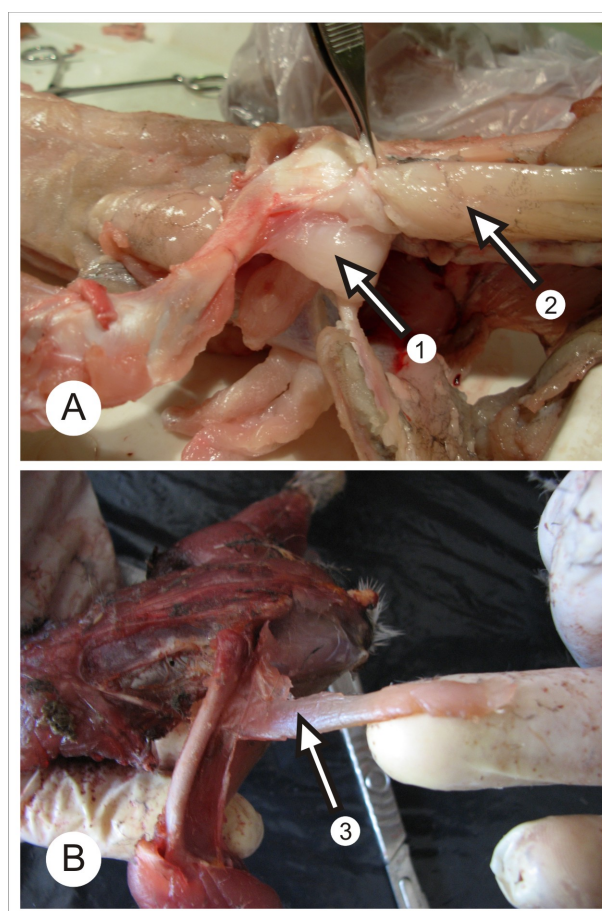


**Figura 80-** *M. ischiotrochantericus* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, ISTR); **B**, *Nothura darwinii* (2, *M. ischiofemoralis*).

### ***Mm. Caudofemorales***

***M. Caudofemoralis brevis* (CFB).** Este músculo es el menor de los dos principales retractores del fémur. En cocodrilos, está ubicado por delante del *M. caudofemoralis longus* (CFL) y se une a este último en su base. Posee dos sitios de

origen, en el ilion y en las vértebras caudales (Romer, 1923a). El primer sitio de origen se encuentra en la parte posteroventral del ilion. El segundo se desarrolla sobre los lados laterales del cuerpo y la base de los procesos transversos (en donde se observan cicatrices en los especímenes de *Caiman* disectados) de la primera vertebra caudal. En el caso de las aves, *M. caudofemoralis pars pelvica* se origina en la superficie lateral del ilion por detrás del acetábulo, y a una altura media. En ambos grupos de arcosaurios se inserta proximomedialmente en el fémur, cerca del cuarto trocánter, próximo a la cicatriz de inserción del *M. caudofemoralis longus* (CFL).



**Figura 81-** *Mm. Caudofemorales* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, CFB; 2, CFL); **B**, *Nothura darwinii* (3, *M. caudofemoralis pars pelvica*).

En *Bonitasaura* probablemente se originaba de la parte posterior del ilion, como fuera reconocido para *Opisthocoelicaudia* y *Neuquensaurus*, y se inserta lateralmente al *M. caudofemoralis longus* sobre una concavidad circular y rugosa

sobre la cara posterior del fémur (nivel I), similar a lo ocurrido en *Opisthocoelicaudia*.

El músculo *caudofemoralis brevis* ayuda al *M. caudofemoralis longus* en la retracción del fémur.

***M. caudofemoralis longus (CFL)***. En cocodrilos, es uno de los músculos más desarrollados de las extremidades posteriores, ocupando casi toda la región anterior de la cola, y alcanzando su máximo volumen en la región proximal. El *M. caudofemoralis longus* se ubica justo por debajo de la musculatura epaxial y está cubierto totalmente por esta última y la musculatura hipaxial. Se origina en las superficies laterales de los arcos hemales, la base de los centros caudales anteriores, así como de la porción proximal de la superficie ventral de los procesos transversos de las caudales anteriores (véase Gatesy, 1990; Wilhite, 2003).

Según lo observado en los especímenes disectados de *Caiman*, en las primeras cuatro vértebras caudales, la zona de origen no incluye la porción más proximal de los procesos transversos, pero sí el centro vertebral y los arcos hemales asociados a estos elementos. A partir de la quinta vértebra caudal, su origen se encuentra bien definido en la base de los procesos transversos y se extiende hasta que estos desaparecen (Gatesy, 1995), llegando inclusive hasta la vértebra caudal 13. Este músculo se extiende anteroventralmente, aumenta su volumen, y se une al CFB para insertarse a través de un tendón en el cuarto trocánter del fémur. Este tendón se bifurca y continúa ventralmente, paralelo a la pierna, hasta insertarse en el área proximoventral de la fíbula, donde se une con el tendón del *M. gastrocnemius externus* así como con el tendón secundario del ILFB.

En las aves, el *M. caudofemoralis pars caudalis* se encuentra comparativamente bastante reducido, en relación a la reducción general caudal de este grupo, originándose ventralmente en el pigostilo e insertándose sobre la cara posterior del fémur.

El origen del *M. caudofemoralis longus* ha sido propuesto para titanosaurios en las caras laterales primarias y secundarias de las vértebras caudales anteriores

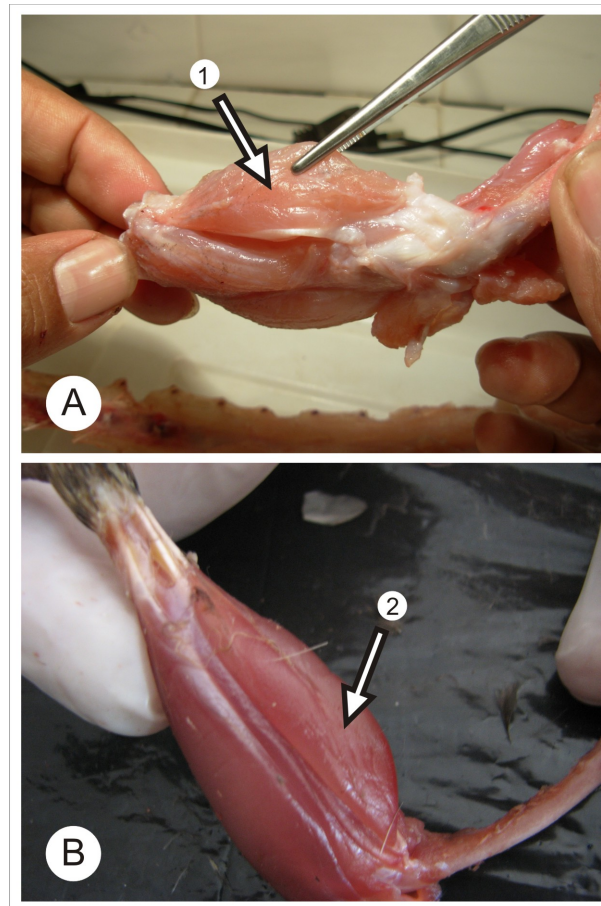
(ver Salgado y García, 2002; Otero y Vizcaino, 2008). En *Bonitasaura*, sin embargo, aunque no se advierte dicha morfología, las caras laterales de la vértebras caudales anteriores y medias, muestran superficies rugosas con marcas orientadas ventroanteriormente, que sugieren superficies de anclaje muscular. Asimismo, los arcos hemales presentan una amplia superficie distal rugosa, expandida en sentido anteroposterior. Estas zonas, entonces, representarían en este taxón el sitio de origen del *M. caudofemoralis longus* (nivel I). Debido a que se cuenta con una serie caudal incompleta en *Bonitasaura*, no es posible determinar la extensión posterior de este músculo. En tanto, la inserción se infiere en el cuarto trocánter del fémur, ubicado sobre el margen posteromedial del fémur, que es elongado y bien rugoso (nivel I).

El músculo *caudofemoralis longus* es el principal retractor del miembro posterior (Gatesy, 1995) y también contribuye a la aducción y a la rotación del eje de la pierna.

**Mm. Gastrocnemi (G).** Este complejo muscular está compuesto en cocodrilos por dos ramas fusiformes que no son fáciles de diferenciar entre sí. La porción lateral (*M. gastrocnemius externus*) se origina en la superficie posterior y distal del fémur, y se inserta sobre la base de la 1er falange del dedo III. La rama medial (*M. gastrocnemius internus*) se origina en la superficie proximomedial de la tibia y se inserta en la base del metatarsiano I y sobre el lado lateral del dedo V (Tarsitano, 1981; Lecuona, 2007). En las aves, presenta tres ramas (*M. gastrocnemius pars lateralis*; *M. gastrocnemius pars intermedia*; *M. gastrocnemius pars medialis*), las cuales se originan en la base posterolateral y distal del fémur y la superficie medial del extremo proximal de la tibia, respectivamente. Se inserta en forma tendinosa sobre el hipotarso (Baumel y Witmer, 1993).

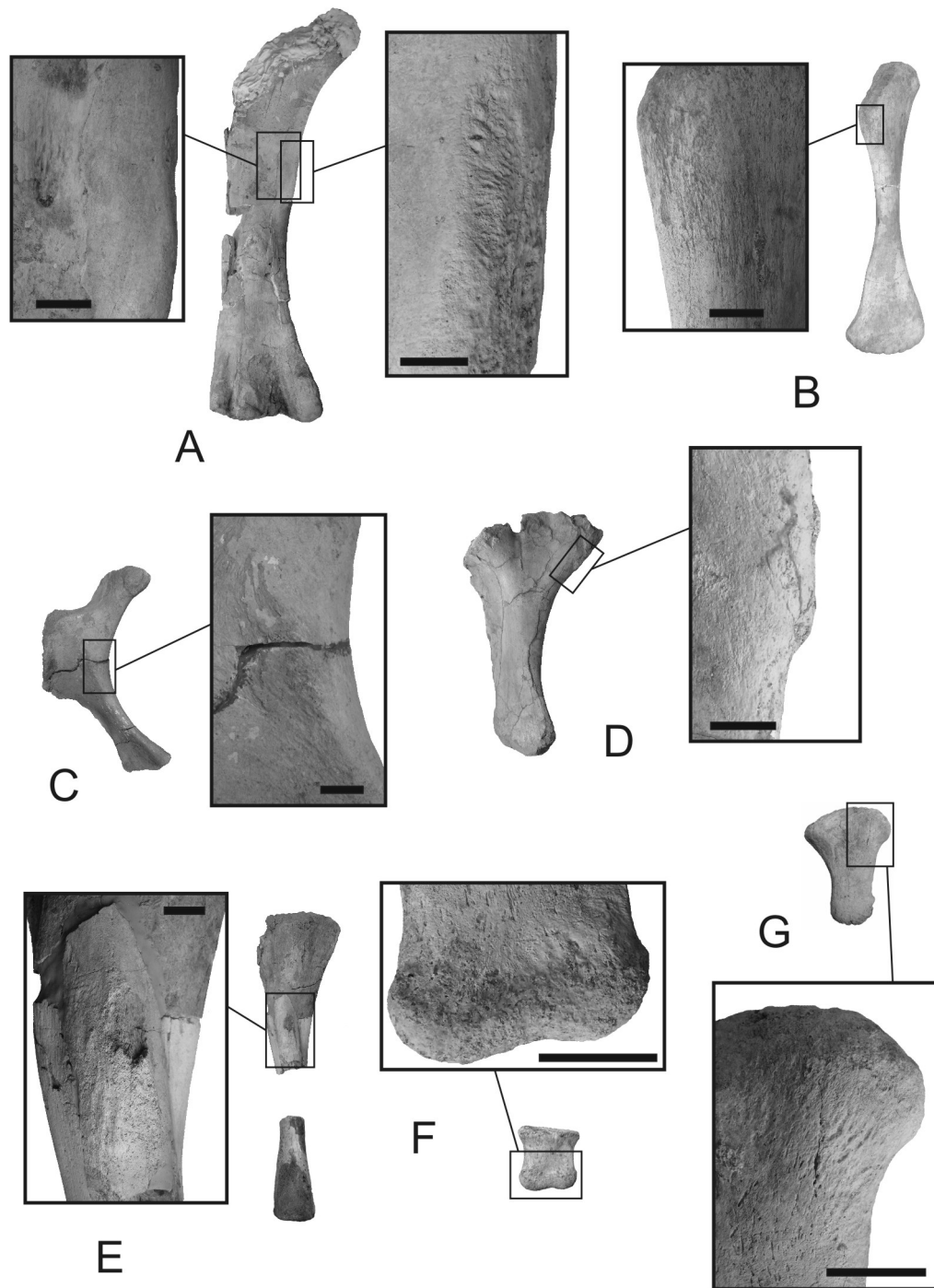
En *Bonitasaura*, el *M. gastrocnemius externus* se habría originado sobre la superficie posterior del fémur, sobre el cóndilo lateral, como se reconoció en *Neuquensaurus*, aunque sin un evidente correlato osteológico (nivel I'). Se insertaría sobre la cara proximoventral de la primera falange del dedo III, sobre una superficie

levemente cóncava y rugosa (nivel II). El *M. gastrocnemius internus* se habría originado sobre la superficie proximomedial de la tibia, donde se advierte una zona rugosa (nivel I). En tanto que su inserción habría tenido lugar sobre el extremo proximoventral del metatarsiano I y la cara lateral del metatarsiano V hacia su extremo próximoventral, donde existe una conspicua protuberancia (II).



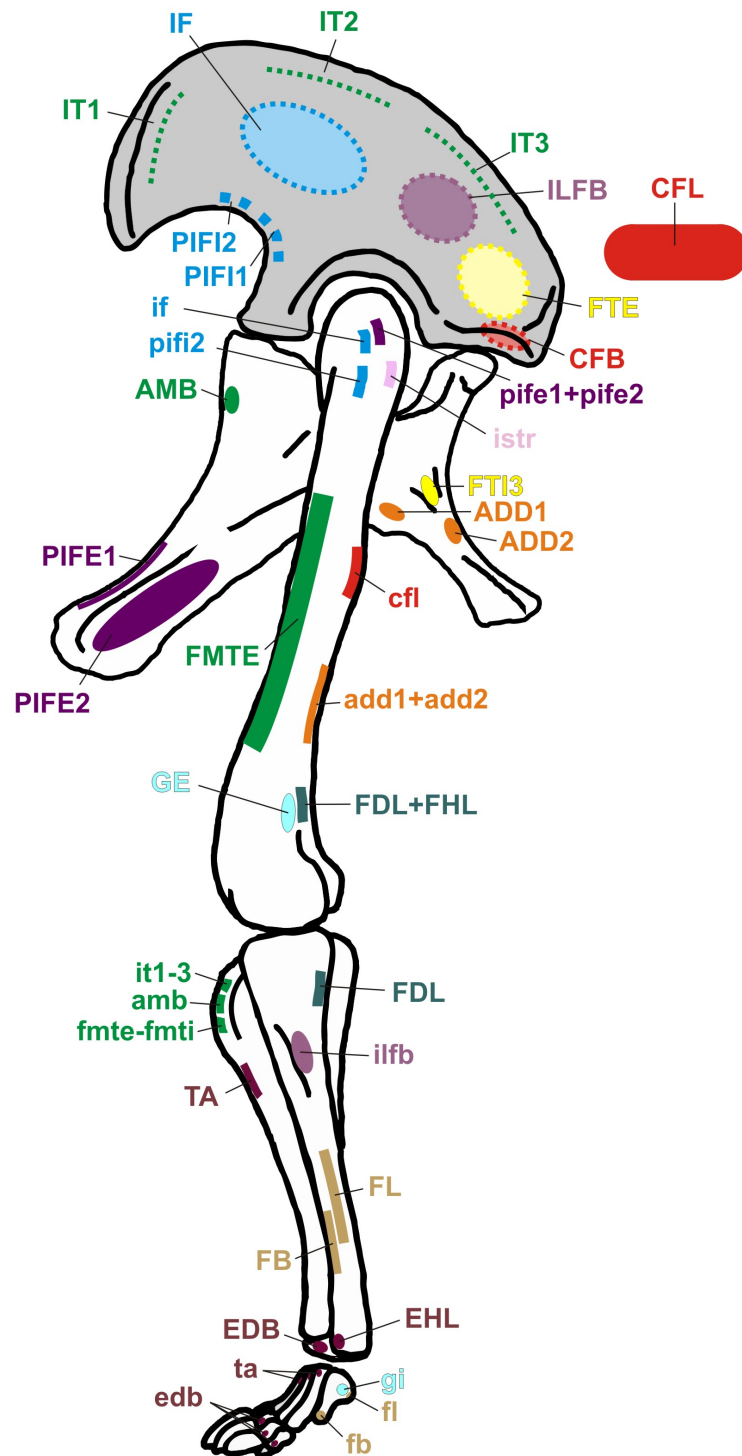
**Figura 82-** *Mm. Gastrocnemi* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, GE); **B**, *Nothura darwinii* (2, *M. gastrocnemius pars lateralis* + *M. gastrocnemius pars intermedia*).

La musculatura gastrocnemia actúa en la extensión de los elementos proximales del autopodio y en la flexión de los dedos. Asimismo, actúa en la flexión femorotibial.



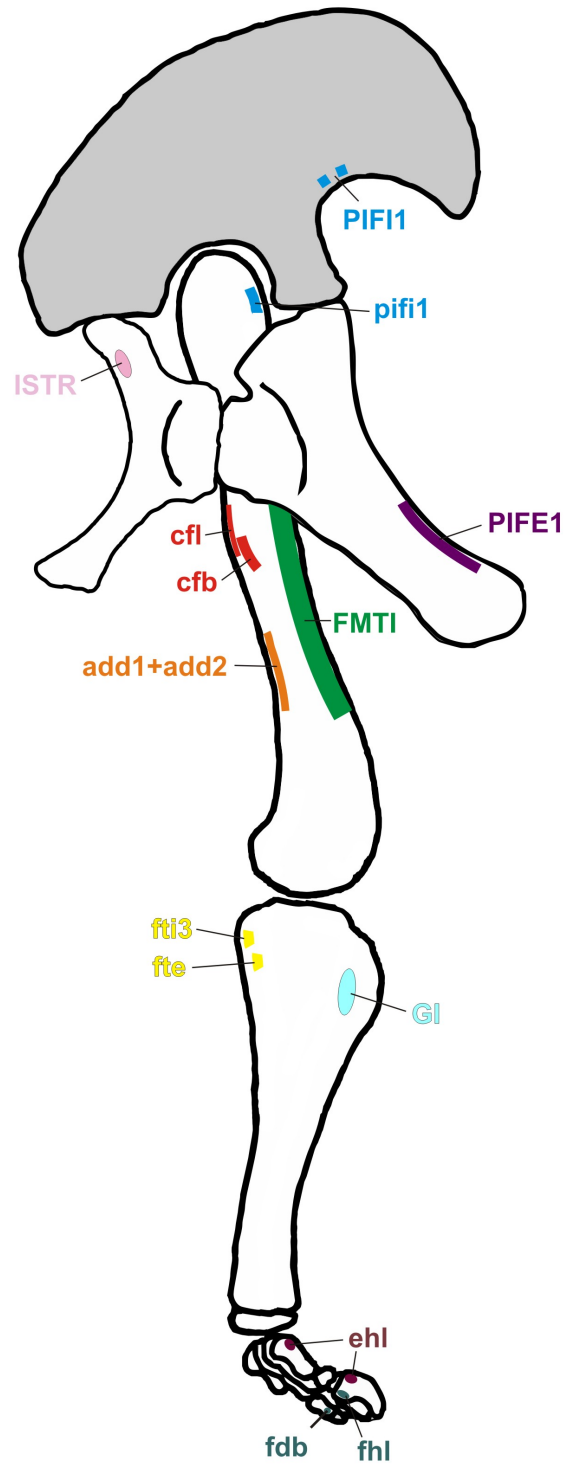
**Figura 83-** Principales correlatos óseos reconocidos en la cintura pélvica y miembro posterior de *Bonitasaura salgadoi*. **A**, fémur con detalle de la región del cuarto trocánter; **B**, tibia con detalle de la cresta cnemial; **C**, isquion con detalle de la protuberancia lateral; **D**, púbis con detalle del proceso ambiens; **E**, fíbula con detalle del trocánter lateral; **F**, falange pedal con detalle de la superficie dorsal; **G**, metatarsiano V con detalle de protuberancia lateral. Escalas 3 cm.





**Figura 84-** Musculatura de la cintura pélvica y miembro posterior de *Bonitasaura salgadoi* en vista lateral. Abreviaturas de los músculos (origen en mayúsculas; inserción en minúsculas) y colores según Tabla 7. **Nota:** El ilion y su musculatura se incluyen a modo puramente gráfico. Escala 1 metro.

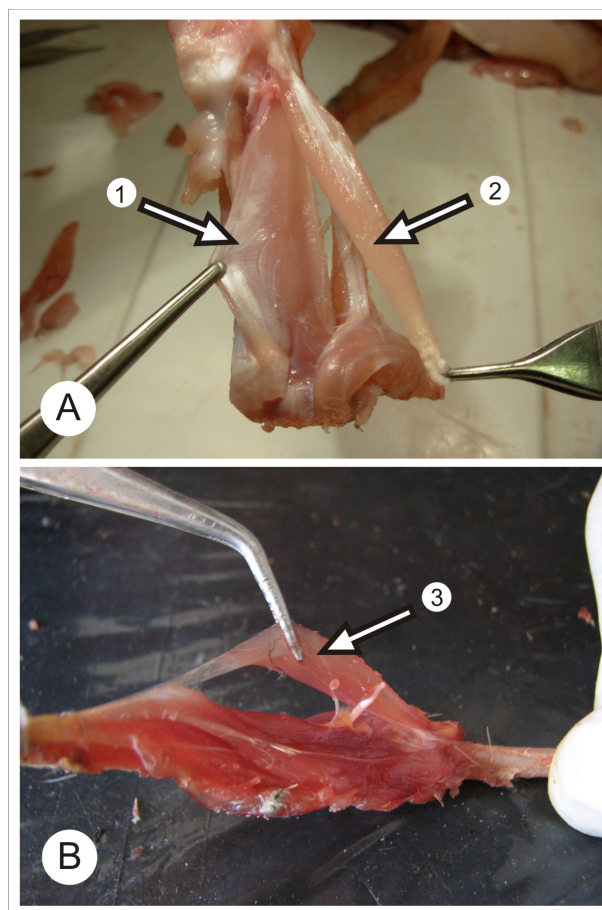




**Figura 85-** Musculatura de la cintura pélvica y miembro posterior de *Bonitasaura salgadoi* en vista medial. Abreviaturas de los músculos (origen en mayúsculas; inserción en minúsculas) y colores según Tabla 7. **Nota:** El ilion y su musculatura se incluyen a modo puramente gráfico. Escala 1 metro.

### Grupo Flexor digital

***M. flexor digitorum longus* (FDL).** Este músculo presenta dos ramas en arcosaurios actuales. En cocodrilos una rama se origina por sobre el cóndilo lateral del fémur (*M. flexor digitorum longus caput femorale*), sobre su aspecto posterior, y la otra desde la superficie proximoposterior de la fibula (*M. flexor digitorum longus caput fibulae*). En las Aves también se reconocen dos ramas del *M. flexor digitorum longus*, si bien su origen se desarrolla sobre las superficies proximoposteriores de la tibia y la fibula. Ambas ramas se insertan sobre las caras ventrales de las falanges ungueales, en los tubérculos flexores de los dedos II, III y IV (Tarsitano, 1981; Vanden Berge y Zweers, 1993; Dilkes, 2000; Carrano y Hutchinson, 2002).



**Figura 86-** Grupo *Flexor digital* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, FHL; 2, FDL); **B**, *Nothura darwinii* (3, FDL).

En *Bonitasaura*, el origen de este músculo se infiere en una posición similar a lo observado en cocodrilos; una rama desde la cara posterior del fémur, sobre el cóndilo lateral (nivel I'), y la otra sobre el extremo proximal de la fíbula, en su aspecto posterior y sobre una marcada superficie rugosa y positiva (nivel I). Si bien no se encuentran preservadas las falanges ungueales de los dedos II y III, estos serían los elementos donde se insertaría el *M. flexor digitorum longus*, en los tubérculos flexores sobre su cara ventral.

El *M. flexor digitorum longus* actúa en la flexión de los dedos internos del pie, en especial el II, III y IV.

***M. flexor digitorum brevis (FDB)***. Éste es un músculo de corta extensión que en cocodrilos se origina en la *Fascia plantaris*, sobre la superficie ventral de los metatarsianos, y se inserta en forma tendinosa sobre la cara ventral y distal de las falanges de los dedos II, III, y IV (Tarsitano, 1981). En las aves *M. flexor digitorum brevis* está ausente (Vanden Berge y Zweers, 1993).

En *Bonitasaura*, se infiere su origen con alto grado de especulación sobre la *Fascia plantaris* (nivel II'). Su inserción se infiere en marcadas concavidades observadas sobre los aspectos ventrodistales de las falanges pedales preservadas de los dedos III y IV (nivel II).

*M. flexor digitorum brevis* flexiona los dígitos junto con el *M. flexor digitorum longus* mencionado anteriormente.

***M. flexor hallucis longus (FHL)***. En arcosaurios actuales, este músculo se origina por sobre el cóndilo lateral del fémur. En cocodrilos lo hace junto al *M. flexor digitorum longus caput femorale*. Se inserta proximalmente sobre el tubérculo flexor de la falange ungueal del dedo I, en su cara ventral (Vanden Berge, 1982; Carrano y Hutchinson, 2002).

En *Bonitasaura*, se reconstruye su origen sobre el cóndilo lateral del fémur, junto al origen del *M. flexor digitorum longus* (nivel I'). Su inserción se infiere sobre

el tubérculo flexor de la falange ungueal preservada del dedo I, la cual se ubica ventrolateralmente y presenta una superficie rugosa (nivel I).

El *M. flexor hallucis longus* actúa en la flexión del dígito I.

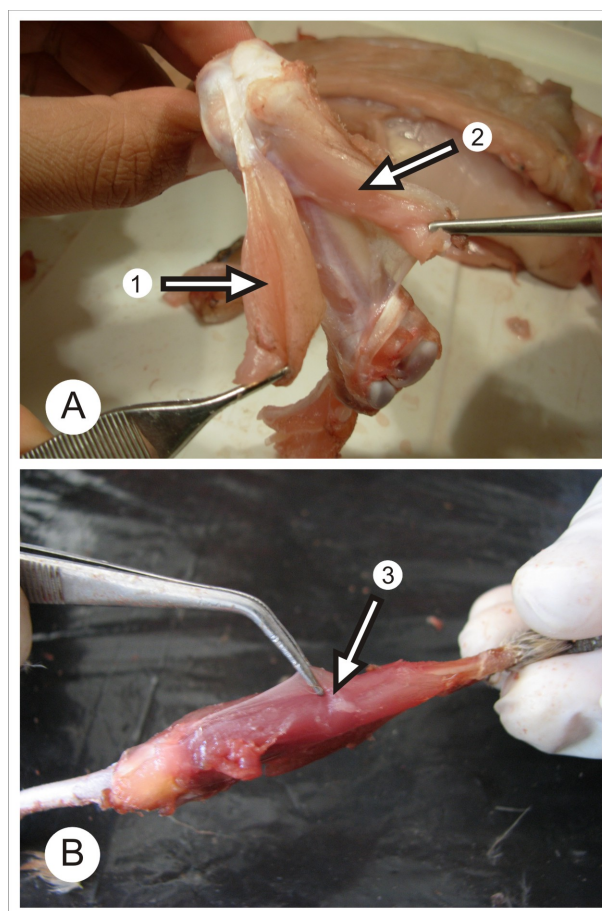
### Grupo Extensor digital

***M. extensor digitorum longus* (EDL).** Este músculo presenta una extensión similar al FDL desde la zona de articulación femorotibial hasta los elementos distales del autopodio. Sin embargo, su origen e inserción son controvertidos aún en los grupos de arcosaurios actuales, por lo que su reconstrucción en formas extintas sugiere cierto grado de especulación (Tarsitano, 1981; Dilkes, 2000; Carrano y Hutchinson, 2002). En cocodrilos, el *M. extensor digitorum longus* se origina en forma tendinosa de la superficie anterior del cóndilo lateral del fémur (Flechner, 2009) o de la superficie anterior del proximal de la tibia (Tarsitano, 1981), y se inserta sobre las caras proximoventrales de los metatarsianos II, III, y IV (Tarsitano, 1981). En las aves se origina en la superficie lateral de la cresta cnemial de la tibia y se inserta distalmente sobre la superficie dorsal de las falanges pedales de los dedos II, III y IV (Vanden Berge, 1982 ).

En *Bonitasaura* su origen se ubica especulativamente sobre el fémur, distalmente, en su cara anterior, o sobre la cresta cnemial de la tibia (nivel II'). Su inserción se infiere sobre la superficie dorsal proximal de los metatarsianos II, III y IV (nivel II'), como se ha inferido para el sauropodomorfo basal *Plateosaurus* (Flechner, 2009).

El músculo *extensor digitorum longus* extiende los dígitos II a IV.

***M. extensor digitorum brevis* (EDB).** Este músculo se encuentra en cocodrilos con una extensión similar a lo observado con el *flexor digitorum brevis*. Se origina de la superficie anterior del astrágalo y se inserta distalmente en el tubérculo extensor de las falanges de los dígitos II, III y IV (Dilkes, 2000). En las aves este músculo se encuentra ausente (Vanden Berge y Zweers, 1993; Carrano y Hutchinson, 2002).



**Figura 87.** Grupo *Extensor digital* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, EDL; 2, TA); **B**, *Nothura darwinii* (3, *M. tibialis cranialis*).

En *Bonitasaura*, la reconstrucción de este músculo es especulativa, ubicándose su origen sobre la cara anterior del astrágalo (nivel II') y su inserción sobre la superficie dorsal y distal de las falanges pedales de los dedos II, III y IV. La presencia de diminutos forámenes asociados a pequeñas marcas longitudinales sobre la cara dorsal de la primera falange del dedo III, señalan una posible superficie de inserción para esta musculatura (nivel II).

***M. extensor hallucis longus* (EHL).** Éste es un pequeño músculo que en cocodrilos se origina en forma tendinosa desde el aspecto anterior de la región distal de la fíbula (Reese, 1915; Carrano y Hutchinson, 2002), mientras que en aves lo hace desde el *Sulcus extensorious* del tarsometatarso (Vanden Berge y Zweers,

1993). Su inserción tiene lugar en cocodrilos sobre la cara dorsal del metatarsiano I, en su mitad proximal, y sobre el aspecto dorsal de las falanges del mismo dígito. En tanto, en aves, su inserción se restringe a las superficies dorsales de la falange ungueal del dígito I (Vanden Berge, 1982).

En *Bonitasaura*, se infiere su origen sobre la cara anterior del distal de fíbula, sobre una leve protuberancia anteromedial (nivel II), mientras que su inserción se ubica sobre la cara dorsomedial del metatarsiano I y la falange ungueal del mismo dígito (nivel I').

El músculo *extensor hallucis longus* extiende el dígito I.

***M. tibialis anterior (TA)***. Este músculo presenta una rama en cocodrilos y dos en aves (*M. tibialis cranialis*). En cocodrilos se origina del aspecto anterior de la tibia, por debajo de la cresta cnemial. Se inserta proximalmente sobre la cara dorsal de los metatarsianos I a IV (Dilkes, 2000; Flechner, 2009). En el caso de las aves, se origina en el cóndilo lateral del fémur y el aspecto anterior de la cresta cnemial de la tibia. Ambas ramas se insertan sobre un marcado surco sobre el dorso del proximal del tarsometatarso llamado *Tuberositas m. tibialis cranialis* (Vanden Berge, 1982; Vanden Berge y Zweers, 1993).

En *Bonitasaura*, se infiere su origen sobre la cara anterior de la tibia, por debajo de la cresta cnemial (nivel I'), en tanto que su inserción se reconstruye proximalmente sobre las superficies dorsales de los metatarsianos I a IV (nivel I'), asociados a la inserción del *M. extensor digitorum longus*.

El *M. tibialis anterior* es un músculo extensor del pie junto con el resto del Grupo Extensor digital.

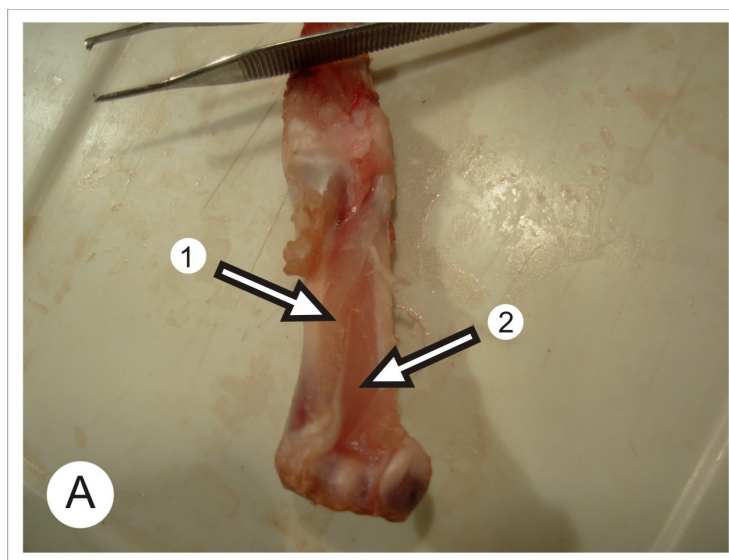
***M. pronator profundus (PP)***. En arcosaurios actuales, este músculo se encuentra presente sólo en cocodrilos. En aves, su ausencia está íntimamente relacionada a la reducción distal que sufre la fíbula (Hutchinson, 2002). Este músculo se origina en el aspecto posteromedial de la fíbula y posterolateral de la tibia, por detrás del origen del *M. popliteus* y el *M. interosseus cruris* (Tarsitano, 1981; Hutchinson, 2002;

Flechner, 2009). Se inserta en forma tendinosa sobre la superficie ventromedial del metatarsiano I principalmente, aunque tendones asociados también se insertan sobre los metatarsianos II y III (Hutchinson, 2002).

La reconstrucción de este músculo en *Bonitasaura* es bastante especulativa. Se infiere su origen sobre las superficies posteromedial de la fíbula y posterolateral de la tibia (nivel II'), en tanto que su inserción se propone sobre la superficie proximal y ventral del metatarsiano I (nivel II'), junto con la inserción medial del *M. gastrocnemius internus*.

El *M. pronator profundus* prona y contribuye en la flexión del pie.

***M. popliteus (POP)***. Las fibras de este musculo se orientan diagonalmente entre la tibia y la fíbula, en sus segmentos medio-proximales. En cocodrilos, su extensión puede considerarse como proximal o incluir a la parte más distal en un solo músculo (*M. interosseus cruris* de Tarsitano, 1981). En las aves, el *M. popliteus* se ubica sobre la superficie medial de la región proximal de la fíbula y la superficie posterolateral del proximal de la tibia (Carrano y Hutchinson, 2002; Flechner, 2009).



**Figura 88-** *M. popliteus* y *M. interosseus cruris* en *Caiman latirostris* (1, POP; 2, IC).

En *Bonitasaura* se infiere su desarrollo entre las superficies mediales y laterales de la fíbula y tibia respectivamente, en sus segmentos medioproximales (nivel I').

El *M. popliteus* posiciona y mantiene la relación espacial entre la tibia y la fíbula, junto con el *M. interosseus cruris*.

***M. interosseus cruris* (IC).** En los cocodrilos, el músculo *interosseus cruris* se encuentra entre las superficies mediales y laterales de la fíbula y la tibia respectivamente, distalmente a la ubicación del músculo *popliteus*. En las aves el músculo se encuentra ausente, en relación a la reducción distal de la fíbula (Vanden Berge y Zweers, 1993; Carrano y Hutchinson, 2002; Hutchinson, 2002).

En *Bonitasaura* se infiere su desarrollo entre las superficies mediales y laterales de la fíbula y tibia respectivamente, en sus segmentos distales (nivel II').

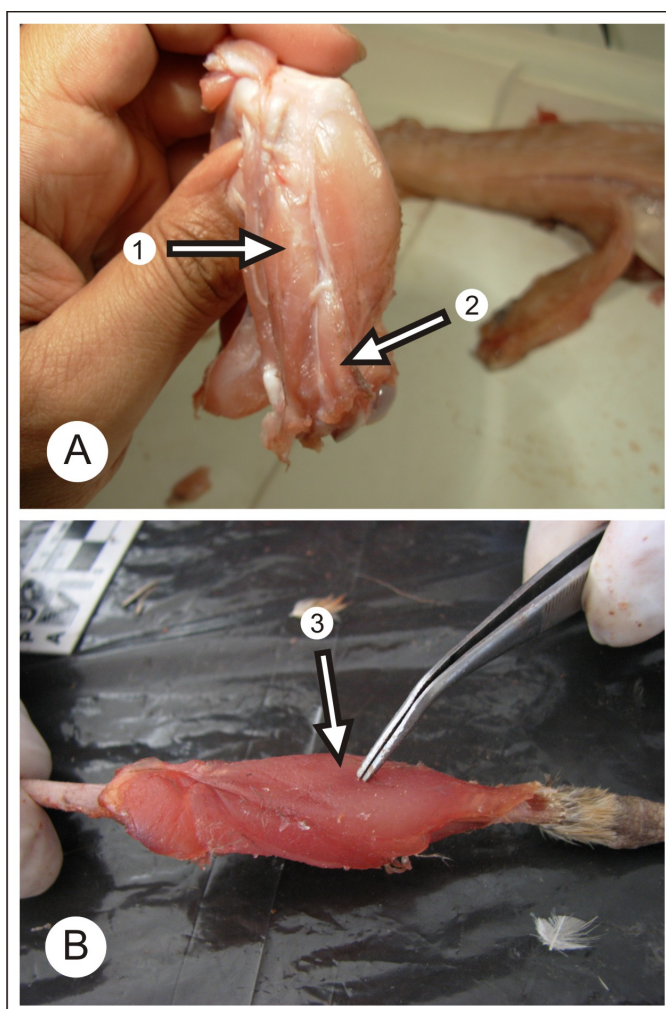
El *M. interosseus cruris* posiciona y mantiene la relación espacial entre la tibia y la fíbula, junto con el *M. popliteus*.

***M. fibularis longus* (FL) y *M. fibularis brevis* (FB).** Los músculos *fibulares* presentan dos ramas principales. En cocodrilos, la rama larga (FL) se origina en la superficie lateral de fíbula, distalmente a la inserción del *M. iliofibularis* y se inserta sobre la superficie ventral del calcáneo. La rama corta (FB) se origina justo por debajo y anteriormente a la zona de origen del FL, insertándose sobre el aspecto lateral de la zona distal del metatarsiano V (Dilkes, 2000; Hutchinson, 2002; Flechner, 2009).

En las aves, en tanto, el *M. fibularis longus* se origina sobre la base de la cresta cnemial, en la región proximal de la tibia, cerca del *Tuberculum m. iliofibularis*. Se inserta distalmente en el tendón de una de las subdivisiones del *M. flexor digitorum longus* (i.e. *M. flexor perforatus digiti III*). Por su parte, el *M. fibularis brevis* se origina de la superficie lateral de la fíbula, proximalmente, y se inserta en un tubérculo proximal (*Tuberculum m. fibularis brevis*), sobre la superficie posterior del tarsometatarso (Vanden Berge y Zweers, 1993; Hutchinson, 2002).



En *Bonitasaura* el origen del *M. fibularis longus* se infiere por debajo del trocánter lateral de la fíbula, donde se propone la inserción del *M. iliofibularis* (nivel I'), en tanto su inserción se ubicaría en la superficie ventral del calcáneo (no preservado) y/o el extremo proximoventral del metatarsiano V (I'). Asimismo, el *M. fibularis brevis* se origina distal y anteriormente al *M. fibularis longus* (nivel I'), sobre la fíbula, y se inserta sobre una protuberancia distal ubicada ventrolateralmente en el metatarsiano V (nivel I).



**Figura 89-** *Mm. fibulares* en arcosaurios vivos. **A**, *Caiman latirostris* (1, FL; 2, FB); **B**, *Nothura darwinii* (3, FL).

Los *Mm. fibulares* actúan en la extensión de los elementos proximales del autopodio en conjunto con los *Mm. gastrocnemii*.

	Músculo	Origen	Nivel de inferencia	Inserción	Nivel de inferencia
1	IT1	borde dorsolateral del ilion y lóbulo preacetabular	?	cresta cnemial de la tibia	I
2	IT2	borde dorsolateral del ilion y lóbulo preacetabular	?	cresta cnemial de la tibia	I
3	IT3	borde dorsolateral del ilion y lóbulo preacetabular	?	cresta cnemial de la tibia	I
4	AMB	borde anterodorsal del pubis	I	cresta cnemial de la tibia	I
5	FMTE	cara anterior y lateral del fémur	I'	cresta cnemial de la tibia	I
6	FMTI	cara anterior y medial del fémur	I'	cresta cnemial de la tibia	I
7	ILFB	región postacetabular del ilion	?	trocánter lateral de la fibula	I
8	IF	sobre la hoja iliaca, en su parte media	?	trocánter mayor del fémur	II'
9	PIFI1	cara lateral y anterior del pedicelo púbico del ilion como así también del borde ventral del lóbulo preacetabular	?	borde proximomedial del fémur	I'
10	PIFI2	cara lateral y anterior del pedicelo púbico del ilion como así también del borde ventral del lóbulo preacetabular	?	borde proximolateral del fémur	I'
11	PIT	superficie lateral del pedicelo púbico del isquion	II'	superficie proximomedial de la tibia	II'
12	FTI1	superficie posterodorsal del isquion	II'	superficie proximolateral de la tibia	II'
13	FTI2	borde posterodorsal del ilion	?	superficie proximolateral de la tibia	II'
14	FTI3	protuberancia media sobre la superficie lateral del isquion	I	superficie posteromedial del proximal de la tibia	I'
15	FTE	borde posterodorsal del ilion	?	superficie posteromedial del proximal de la tibia	I'
16	ADD1	superficie lateral del isquion	I'	superficie posterior del femur	I'
17	ADD2	superficie lateral del isquion	I'	superficie posterior del femur	I'
18	PIFE1	margen dorsomedial del pubis	II'	trocánter mayor del fémur	I'
19	PIFE2	margen ventrolateral del pubis	II'	trocánter mayor del fémur	I'
20	PIFE3	cara lateral del isquion	II'	trocánter mayor del fémur	II'

**Tabla 8-** Musculatura analizada y grados de inferencia en *Bonitasaura salgadoi*.

	Músculo	Origen	Nivel de inferencia	Inserción	Nivel de inferencia
21	ISTR	superficie medial y posterior del pedicelo ilíaco del isquion	I	borde posterolateral del segmento proximal del fémur	I'
22	CFB	parte posterior del ilion	?	concauidad circular y rugosa sobre la cara posterior del fémur	I
23	CFL	caras laterales de vertebras caudales anteriores y medias, y sup. laterales de arcos hemales	I	cuarto trocánter del fémur	I
24	GE	superficie posterior del fémur, sobre el cóndilo lateral	I'	cara próximoventral de la primer falange del dedo III	II
25	GI	superficie proximomedial de la tibia	I	extremo próximoventral del metatarsiano I y cara lateral del metatarsiano V	II
26	FDL	cara posterior del fémur y cara posterior del proximal de la fíbula	I' y I	tubérculos flexores de las falanges ungueales de los dedos II y III	?
27	FDB	Fascia plantaris	II'	superficie ventrodistal de las falanges pedales de los dedos III y IV	II
28	FHL	superficie posterior del fémur sobre el cóndilo lateral	I'	tubérculo flexor de la falange ungueal del dedo I	I
29	EDL	cara anterior del distal de femur y cresta cnemial de la tibia	II'	superficie dorsal de los proximales de los metatarsianos II, III y IV	II'
30	EDB	cara anterior del astrágalo	II'	superficie dorsal y distal de las falanges pedales de los dedos II, III y IV	II
31	EHL	cara anterior del distal de fíbula	II	cara dorsomedial del metatarsiano I y falange ungueal	I'
32	TA	cara anterior de la tibia, por debajo de la cresta cnemial	I'	superficies dorsales de los metatarsianos I a IV	I'
33	PP	superficies posteromedial de la fíbula y posterolateral de la tibia	II'	superficie proximal y ventral del metatarsiano I	II'
34	POP	superficie medial de la fíbula, en su segmento medioproximal	I'	superficie lateral de la tibia, en su segmento medioproximal	I'
35	IC	superficie medial de la fíbula, en su segmento distal	II'	superficie lateral de la tibia, en su segmento distal	II'
36	FL	debajo del trocánter lateral de la fíbula	I'	superficie ventral del calcáneo y/o extremo proximoventral del metatarsiano V	I'
37	FB	distal y anteriormente al <i>M. fibularis longus</i>	I'	superficie proximal y ventrolateral del metatarsiano V	I

**Tabla 8** (continuación)- Musculatura analizada y grados de inferencia en *Bonitasaura salgadoi*.

### **Comparación con reconstrucciones previas y confiabilidad en la reconstrucción de la musculatura de *Bonitasaura salgadoi***

Como se mencionara al comienzo, sólo se han publicado reconstrucciones musculares para los saurópodos *Opisthocoelicaudia skarzynskii* (Borsuk-Bialynicka, 1977) y *Neuquensaurus australis* (Otero y Vizcaino, 2008), mientras que las de tres saurópodos del Jurásico de América del Norte (Wilhite, 2003), permanecen inéditas. Todos estos trabajos tratan la musculatura pélvica y del miembro posterior en diferente grado de detalle.

En la descripción original del saurópodo titanosaurio (por entonces considerado como “camarasáurido”) *Opisthocoelicaudia skarzynskii*, Borsuk-Bialynicka (*op. cit.*) realiza una exhaustiva descripción osteológica, la cual acompaña de numerosos comentarios sobre la musculatura asociada. La totalidad de inferencias, basadas fundamentalmente en la presencia de correlatos osteológicos (rugosidades, protuberancias, concavidades, etc.), fueron realizadas comparativamente con la disposición y desarrollo de la musculatura observada en cocodrilos (como representante actual de arcosaurio) y en lagartos, esta última estudiada previamente por Romer (1923, 1942). En el mismo sentido, Wilhite (2003) reconstruyó la musculatura apendicular de *Apatosaurus*, *Diplodocus* y *Camarasaurus* basándose exclusivamente en la comparación del desarrollo y disposición de la musculatura de *Alligator mississippiensis*. Por lo tanto, ambos análisis obviaron la información proveniente del otro grupo de arcosaurios vivos (las aves), únicos representantes vivos del clado Saurischia, de mayor cercanía filogenética con el grupo de saurisquios extintos en cuestión, lo que otorga un mayor sustento para las inferencias sobre tejidos blandos de acuerdo con el método EPB (Witmer, 1995).

Borsuk-Bialynicka, 1977	White, 2003	Otero y Vizcaino, 2008	Esta tesis
	<i>M. iliobtibialis anterior</i>	<i>M. iliobtibialis 1</i>	<i>M. iliobtibialis 1</i>
<i>M. iliobtibialis</i>	<i>M. iliobtibialis medialis</i>	<i>M. iliobtibialis 2</i>	<i>M. iliobtibialis 2</i>
	<i>M. iliobtibialis posterior</i>	<i>M. iliobtibialis 3</i>	<i>M. iliobtibialis 3</i>
<i>M. ambiens</i>	<i>M. ambiens</i>	<i>M. ambiens</i>	<i>M. ambiens</i>
<i>M. femorotibialis</i>	<i>M. femorotibialis</i>	<i>M. femorotibialis externus</i>	<i>M. femorotibialis externus</i>
		<i>M. femorotibialis internus</i>	<i>M. femorotibialis internus</i>
<i>M. iliofibularis</i>	<i>M. iliofibularis</i>	<i>M. iliofibularis</i>	<i>M. iliofibularis</i>
<i>M. iliofemorals</i>	<i>M. iliofemorals</i>		<i>M. iliofemorals</i>
<i>M. puboischiofemorals internus</i>	<i>M. iliofemorals internus</i>		<i>M. puboischiofemorals internus 1</i>
			<i>M. puboischiofemorals internus 2</i>
			<i>M. puboischiofemorals</i>
<i>M. flexor tibialis</i>	<i>M. flexor tibialis internus medialis</i>		<i>M. flexor tibialis internus 1</i>
	<i>M. flexor tibialis internus posterior</i>		<i>M. flexor tibialis internus 2</i>
<i>M. flexor tibialis internus 3</i>	<i>M. flexor tibialis internus anterior</i>		<i>M. flexor tibialis internus 3</i>
<i>M. flexor tibialis</i>	<i>M. flexor tibialis externus</i>		<i>M. flexor tibialis externus</i>
<i>M. adductor femoris</i>	<i>M. adductor femoris</i>	<i>M. adductor femoris 1</i>	<i>M. adductor femoris 1</i>
		<i>M. adductor femoris 2</i>	<i>M. adductor femoris 2</i>
<i>M. puboischiofemorals externus</i>			<i>M. puboischiofemorals externus 1</i>
			<i>M. puboischiofemorals externus 2</i>
			<i>M. puboischiofemorals externus 3</i>
<i>M. caudofofemorals brevis</i>	<i>M. caudofofemorals brevis</i>	<i>M. ischiotrochantericus</i>	<i>M. ischiotrochantericus</i>
<i>M. caudofofemorals longus</i>	<i>M. caudofofemorals longus</i>	<i>M. caudofofemorals brevis</i>	<i>M. caudofofemorals brevis</i>
		<i>M. caudofofemorals longus</i>	<i>M. caudofofemorals longus</i>
<i>M. gastrocnemius</i>		<i>M. gastrocnemius externus</i>	<i>M. gastrocnemius externus</i>
		<i>M. gastrocnemius internus</i>	<i>M. gastrocnemius internus</i>
<i>M. flexor digitorum longus</i>			<i>M. flexor digitorum longus</i>
			<i>M. flexor digitorum brevis</i>
			<i>M. flexor hallucis longus</i>
<i>M. extensor digitorum communis</i>			<i>M. extensor digitorum longus</i>
			<i>M. extensor digitorum brevis</i>
			<i>M. extensor hallucis longus</i>
<i>M. tibialis anterior</i>			<i>M. tibialis anterior</i>
			<i>M. pronator profundus</i>
<i>M. popliteus</i>			<i>M. popliteus</i>
			<i>M. interosus cruris</i>
<i>M. peroneus longus</i>			<i>M. fibularis longus</i>
			<i>M. fibularis brevis</i>

**Tabla 9-** Cuadro comparativo de la musculatura pélvica y del miembro posterior analizada en diferentes saurópodos.

Por el contrario, el trabajo realizado por Otero y Vizcaino (2008) sobre la musculatura pélvica y miembro posterior de *Neuquensaurus australis* incluye inferencias musculares basándose en el mencionado método EPB y utilizándolo por primera vez como herramienta metodológica para la reconstrucción de la musculatura apendicular en un dinosaurio saurópodo.

En cuanto a los grupos musculares tratados, Borsuk-Bialynicka (1977) menciona las zonas de origen e inserción de gran parte de la musculatura pélvica y del miembro posterior en toda su extensión (19 músculos), incluyendo algunos músculos asociados a los elementos más distales. Sin embargo, en muchos casos, no queda clara la distribución de aquella musculatura formada por más de una rama, como los *Mm. iliotibiales*, *Mm. femorotibiales*, *Mm. puboischiofemorales interni*, *Mm. adductores femores*, *Mm. puboischiofemorales externi*, y *Mm. gastrocnemi*, los cuales, como se ha detallado previamente, presentan diferentes ubicaciones de acuerdo a la rama tratada.

Por otra parte, el análisis abordado por Wilhite (2003) consideró la musculatura pélvica y del miembro posterior exclusivamente en su sector proximal (15 músculos), quedando excluida la musculatura distal del miembro, que involucra sectores de la tibia, fíbula y el autopodio. En la contribución de Otero y Vizcaino (2008), en un sentido similar, se incluyó el análisis de un conjunto resumido de la musculatura proximal del miembro posterior de *Neuquensaurus* (14 músculos), sin considerar la reconstrucción del Grupo Dorsal profundo, el Grupo *Flexor cruris* y de los *Mm. Puboischiofemorales externi*, las cuales, para los autores, eran altamente especulativas.

Esta consideración acerca de la especulatividad relativa de las reconstrucciones lleva a considerar el grado de confiabilidad obtenida en la reconstrucción muscular en *Bonitasaura*. Bryant y Seymour (1990) reconocieron la presencia de un alto correlato óseo (definido como "... *any morphological attribute of the surface of the bone that aids in the determination of the position and extent of attachment of a muscle. The evidence may be direct, a rugose scar or raised ridge, or circumstantial, a delimitable portion of the bone's surface.*") asociado a los

sitios de origen o inserción de la musculatura en dos especies de mamíferos carnívoros (*Canis*, 83%; *Ursus*, 77%). Por su parte, McGowan (1979, 1986) reconoció que no más del 30% de los sitios de inserción muscular en las aves *Apteryx* y *Gallirallus* se correlacionaban con alguna superficie distintiva sobre los huesos. Este bajo porcentaje de correlato óseo observado en las aves también fue notado por Jasinowski *et al.* (2006) en su reconstrucción de la musculatura pectoral de dinosaurios terópodos eumaniraptores, lo que lleva a reconocer un bajo porcentaje en el correlato óseo para los arcosaurios en general (Bryant y Seymour, 1990; Flechner, 2009). Sin embargo, Carrano y Hutchinson (2002) reconstruyeron la musculatura pélvica y del miembro posterior de *Tyrannosaurus rex* sobre un espécimen excepcionalmente preservado, el cual presentaba un alto porcentaje de correlación osteológica con la musculatura analizada (aproximadamente un 75%).

Recientemente, Flechner (2009) reconstruyó la musculatura del miembro posterior de *Plateosaurus*, reconociendo un correlato óseo en el 35% de los músculos estudiados y considerando este porcentaje como comparable al de otros arcosaurios. Sin embargo, dicha autora justifica su dispar relación con lo reconocido en *Tyrannosaurus* como una condición derivada de la dieta herbívora de *Plateosaurus*, mencionando que “Bryant and Seymour (1990) suggested that there might be a correlation between carnivores and herbivores and the frequency of the presence of osteological correlates, with the soft-tissue – osteological feature correlation being higher in carnivores than in herbivores”. No obstante, de la lectura del trabajo Bryant y Seymour (*op. cit.*) no se desprende dicha apreciación y la conclusión realizada por Flechner (2009) pareciera carecer de sustento.

Es en este contexto, entonces, que cobra sentido el alto porcentaje representado en *Bonitasaura*, que presenta un 52% de correlato osteológico en los 37 músculos analizados, un valor que no se corresponde con las interpretaciones de Flechner (2009) mencionadas previamente. Asimismo, si bien se ha considerado que los saurópodos poseen una marcada reducción de correlatos óseos como procesos, rugosidades u otras estructuras relacionadas a un hábito graviportal (Flechner, 2009), *Bonitasaura* no se ajustaría a esta generalización demostrando,

además, que otros argumentos deberían ser tenidos en cuenta (*e.g.*, calidad de preservación) en futuros análisis reconstitutivos de tejido blando para estos dinosaurios.



## CAPITULO VIII

### ANÁLISIS PALEOHISTOLÓGICO

---

Aunque numerosos trabajos de mediados del siglo XIX mencionaron la preservación de características histológicas en dinosaurios, no fue sino hasta comienzos del siglo XX en que se realizaron los primeros estudios sobre paleohistología comparada de este grupo (Seitz, 1907). Posteriormente, Foote (1916) realizó un importante aporte a la temática distinguiendo tres nuevos conceptos involucrados en la construcción del crecimiento estructural del hueso compacto: tipo *lamellar*, tipo *laminar* y tipo *haversiano*. Sin embargo, estos términos resultaron ser confusos al contrastarse con la nomenclatura moderna y dejaron de utilizarse en el sentido en el que fueron propuestos originalmente (Reid, 1996). Hacia la década del '30, Gross (1934) reconoció por primera vez la existencia de un hueso zonal periosteal (lamelado), un hueso laminar periosteal (fibrolamelar) y un hueso secundario formado por osteones (Haversiano denso). Este autor fue el primero en reconocer que había tejido fibrolamelar en dinosaurios, particularmente en *Plateosaurus* y en *Brachiosaurus*. Por su parte, Nopcsa y Heidsiek (1933) también mencionaron las características de la microestructura de huesos en dinosaurios. En los años 50, Enlow y Brown (1956), publicaron un trabajo paleohistológico sobre vertebrados modernos y fósiles utilizando una clasificación basada en el patrón vascular y microestructura histológica. Posteriormente, el conocimiento de la paleohistología de dinosaurios se incrementó notablemente con las contribuciones

realizadas por de Ricqlès y por Reid en las últimas tres décadas del siglo XX (Reid, 1981, 1987, 1990, 1996, 1997; Ricqlès, 1974, 1975, 1976, 1980, 1983).

La percepción de que los dinosaurios saurópodos tenían mucho que aportar en cuanto a su histología quedó demostrada en ejemplos como el de una vértebra caudal de *Chubutisaurus*, donde una de sus caras fue pulida para realizar observaciones, que no se llegaron a completar. Así, las contribuciones paleohistológicas acerca de dinosaurios saurópodos en particular, se han ido incrementando notablemente en los últimos 10 años (Salgado, 2000; Sander, 2000; Sander *et al.*, 2006; Klein y Sander, 2008; Lehman y Woodward, 2008; Cerda, 2009; Klein *et al.*, 2009; Woodward y Lehman, 2009; Stein *et al.*, 2010). Esta temática se halla ahora en pleno desarrollo y es necesario ampliar el conocimiento, en especial sobre saurópodos de nuestro país, para los cuales sólo se cuenta con el trabajo inédito de tesis doctoral de Salgado (2000) y unos pocos trabajos que tratan la paleohistología de algún elemento óseo en particular (Salgado, 2003b; Cerda, 2009; Cerda y Powell, 2010). Los estudios histológicos permiten inferir, precaución mediante, interesantes aspectos ontogenéticos y fisiológicos del animal, como la tasa y ritmo de crecimiento, grado de remodelación interna de los huesos, tasa metabólica y termorregulación, entre otros.

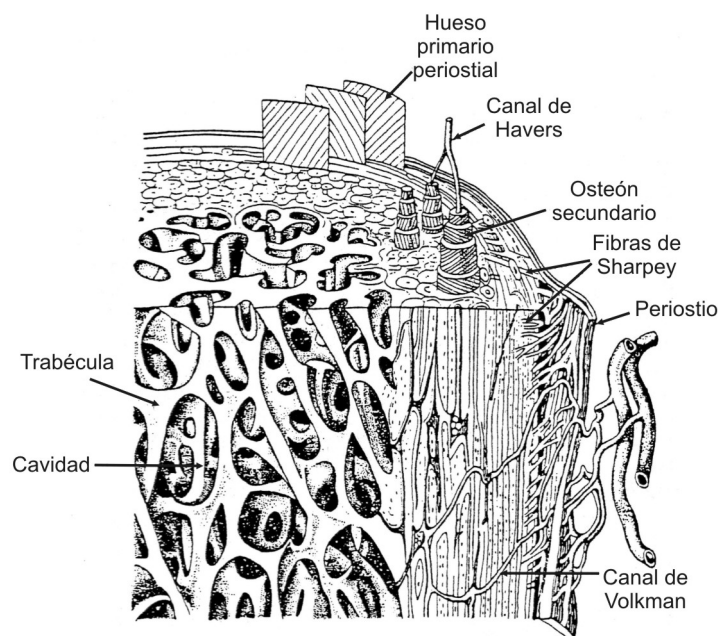
### **El tejido óseo: Generalidades**

Aunque no es objetivo de esta tesis realizar un tratado sobre el tejido óseo y su estudio a nivel microestructural (Histología, o Paleohistología por tratar sobre huesos fósiles), es imprescindible mencionar ciertos aspectos de su formación y clasificación para el mejor entendimiento de las posteriores descripciones y discusión que aquí se realizan.

La caracterización del tejido óseo que brevemente se reseña a continuación se basa fundamentalmente en tratados generales de histología como los de Copenhaver *et al.* (1971), Cormack (1988), Francillon-Vieillot *et al.* (1990) y Ross *et al.* (1995), así como en aquellos trabajos que trataron previamente la

paleohistología de dinosaurios, tales como los de Chinsamy (1994), Reid (1996), Salgado (2000) y Woodward (2005) entre otros.

El hueso es un tejido conectivo mineralizado producido principalmente por la depositación de microcristales de hidroxiapatita ( $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$ ) en una matriz de fibras colágenas. Fundamentalmente, contiene tres tipos celulares: los osteoblastos, los osteocitos y los osteoclastos. Los osteoblastos son células progenitoras que producen matriz extracelular y generan osteocitos al rodearse de matriz extracelular. Estos osteocitos se agrupan generalmente en espacios llamados *lacunae* (lagunas), los cuales a menudo desarrollan largos filamentos citoplasmáticos que los contactan, conocidos como *canaliculi*. Los osteocitos son las células responsables del mantenimiento del hueso que, ya que por medio de estos *canaliculi*, hacen circular el oxígeno y los nutrientes necesarios. Por su parte, los osteoclastos, son los que realizan la reabsorción del tejido óseo preexistente durante la remodelación ósea sufrida en el crecimiento y reparación de los huesos.



**Figura 90-** Microestructura del tejido óseo (Modificado de Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

Con excepción de casos particulares, el hueso se deposita desde tejidos de revestimiento externo e interno, que son el periosteo y el endosteo respectivamente. Así, el hueso que se genera a partir del periosteo es el llamado

hueso periosteal, y el hueso que reviste las cavidades medulares, producto de la remodelación interna, es el llamado hueso endosteal.

Existen básicamente dos tipos de histogénesis de acuerdo al tejido previo sobre el cual se forma el tejido óseo. Si el hueso se forma a partir de un molde preexistente de tejido conjuntivo mesenquimático, se habla de una osteogénesis *intramembranosa*, como es el caso de los huesos del techo craneano o parte de las clavículas, por citar algunos casos. En cambio, si el nuevo hueso reemplaza a un cartílago precedente, estamos en presencia de una osteogénesis *endocondral*, como se reconoce principalmente en los huesos apendiculares.

Como producto del crecimiento normal del hueso, el tejido óseo primario puede ser reemplazado por nuevo tejido óseo (secundario) en lo que se conoce como remodelación ósea. Ésta se da a través de una modificación de la estructura interna del hueso, mediante procesos de erosión y pérdida del tejido preexistente, y una depositación ulterior de nuevos constituyentes. La erosión comienza por la formación de grandes espacios o lagunas de *Howship*, que se generan a través de la actividad osteoclástica. Luego, la actividad osteoblástica se vuelve activa y genera un tejido secundario que remodela la estructura interna del hueso. Este tejido secundario generalmente se compone de láminas (*lamellae*) o “lamelas” concéntricas de tejido endosteal que forman los llamados osteones secundarios u osteones de *Havers*. A lo largo del crecimiento, las proporciones del hueso se mantienen, debido en gran medida a la remodelación ósea y, sobre todo, a la modelación ósea, la cual, además de incluir reabsorción y depositación de nuevo tejido, incluye diferencias localizadas en la tasa de depositación y desplazamiento del tejido.

El tejido óseo puede clasificarse en base a diferentes criterios, los cuales pueden tratarse independientemente unos de otros, o combinarse generando caracterizaciones complejas, muchas veces ajustadas a ciertos grupos de vertebrados. En este sentido, el tejido óseo puede clasificarse según su origen como osteoblástico (si se origina a través de osteoblastos) o metaplásico (si su formación involucra otras células formadoras en lugar de osteoblastos, como condroblastos o

fibroblastos). Por la organización y disposición de las fibras de colágeno en la matriz ósea, el hueso puede clasificarse como: entretejido (*woven bone*), si las fibras no guardan una organización preferencial; lamelar, si se disponen en capas alineadas y superpuestas; y fibroso de fibras paralelas (*parallel fibered bone*) o pseudolamelar, dispuestas en paralelo y altamente compactadas.

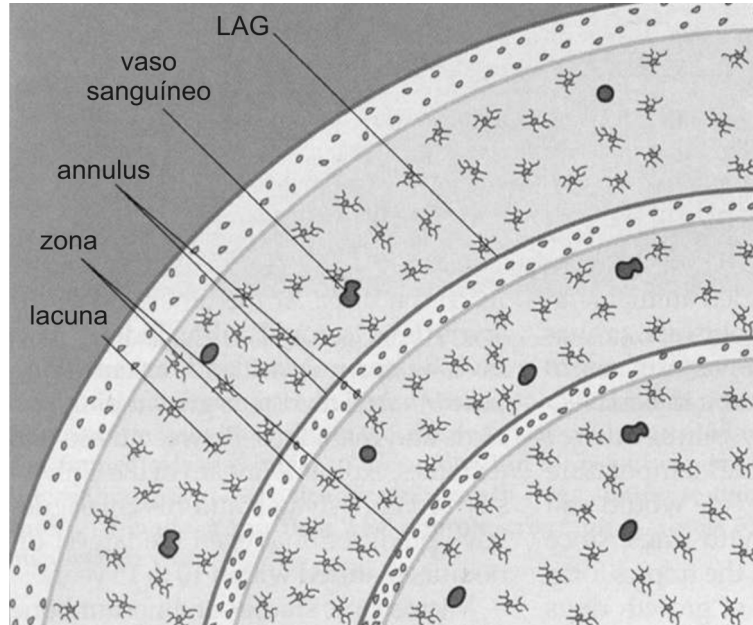
Si se trata de un hueso de alta densidad ósea, se identifica como un hueso compacto, mientras que aquel de baja densidad será un hueso esponjoso. A su vez, de acuerdo a su vascularización, los tejidos óseos pueden ser: avasculares, si carecen de conductos vasculares; vasculares unidireccionales, si presentan conductos orientados en una sola dirección preferencial; o vasculares multidireccionales, los cuales presentan canales vasculares con más de una orientación, cuyas combinaciones pueden determinar lo que se conoce como huesos laminares, plexiformes y reticulados.



**Figura 91-** Tipos de hueso de acuerdo a la vascularización multidireccional (Modificado de Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

Por otra parte, el tejido óseo puede presentar discontinuidades histológicas que se traducen como pausas o cambios en la tasa de la depositación de hueso. Estas discontinuidades se advierten como líneas tenues o conspicuas, llamadas LAGs (*Lines of Arrested Growth*), las que muchas veces acompañan a capas de hueso del tipo lamelar, que conforman los *annuli*. Estas discontinuidades muchas veces separan *zonas* de hueso de diferentes tipos, que en conjunto representan un ciclo de depositación a modo de anillo de crecimiento. Dicho hueso *zonal* es muy

común en organismos ectotermos actuales, en contraposición al hueso *azonal* que comúnmente se presenta en aves y mamíferos actuales.



**Figura 92-** Hueso compacto zonal presente en reptiles actuales, detallando los anillos de crecimiento conformado por una zona y un *annulus*, flanqueados por las líneas de crecimiento detenido (LAGs) (Modificado de Chinsamy y Dodson, 2005).

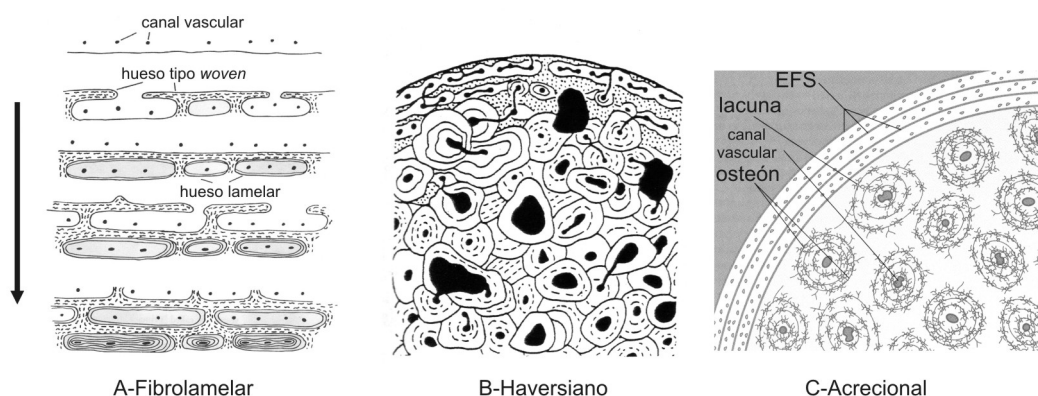
Finalmente, deben mencionarse aquellos tipos de tejidos que muy comúnmente conforman la histovariabilidad observada en dinosaurios, y que responden en gran medida a su estructura y composición, mostrando combinaciones de las características previamente mencionadas. Estos son los tejidos fibrolamelares, los tejidos haversianos y los tejidos acrecionales.

El tejido fibrolamelar es un tejido de rápido crecimiento que presenta una alta vascularización y una matriz fibrosa del tipo *woven*. En primer lugar se deposita como hueso esponjoso, el cual posteriormente sufre una compactación como resultado de la depositación de lamelas concéntricas a los canales vasculares, formando los osteones primarios. Este tejido es muy característico de endotermos actuales.

El tejido haversiano se caracteriza por ser compacto y estar formado por osteones secundarios, los cuales se reconocen por la presencia de líneas

cementantes en su perímetro. Este tejido secundario reemplaza en gran medida al tejido primario precedente, que en los dinosaurios suele ser de tipo fibrolamelar, por medio de lo que se conoce como reconstrucción haversiana en sentido centrífugo. Este tejido se desarrolla normalmente en mamíferos y está ampliamente citado para los dinosaurios.

El tejido acrecional, por su parte, se presenta como tejido avascular, el cual se deposita en forma de finas lamelas de hueso, externamente a la superficie ósea, y en aquellos organismos que han cesado su crecimiento alcanzando el tamaño corporal adulto. Este tipo de tejido se conoce como el *External Fundamental System* (EFS) o el *Outer Circumferential Layer* (OCL).



**Figura 93-** Principales tejidos óseos reconocidos en dinosaurios. **A** (Modificado de Woodward, 2005); **B** (Modificado de Francillon-Vieillot *et al.*, 1990); **C** (Modificado de Chinsamy y Dodson, 2005).

### Descripciones paleohistológicas

Para el análisis paleohistológico realizado en esta tesis, se han tomado quince muestras óseas provenientes de diferentes sectores del esqueleto de *Bonitasaura* y se han efectuado cortes delgados. El criterio de selección de las muestras se realizó en parte por disponibilidad de elementos mal preservados y de menor valor morfológico descriptivo, y otros elegidos por su importancia paleohistológica. En este último sentido se optó por la extracción de muestras de los huesos apendiculares, principalmente fémur y húmero, huesos sobre los que se han estandarizado las observaciones paleohistológicas (*e.g.*, para el caso del fémur

a mitad de la diáfisis por debajo del cuarto trocánter), ya que en esta zona existe el menor grado de remodelación secundaria. A su vez, se han tomado muestras de otros elementos apendiculares, como la ulna y elementos del autopodio, como así también de otras zonas del esqueleto como costillas cervicales, costillas dorsales, y zigapófisis vertebrales, los cuales han permitido una caracterización bastante completa de esta especie.

#### Muestra 1:

Esta muestra procede de un fragmento medio-proximal de un hueso apendicular indeterminado, pero con proporciones comparables a un húmero, con alto grado de alteración externa debido al intemperismo. Es un corte transversal, e incluye gran parte del sector cortical medio y externo, estando ausente la región subperiosteal y la región cortical más profunda.

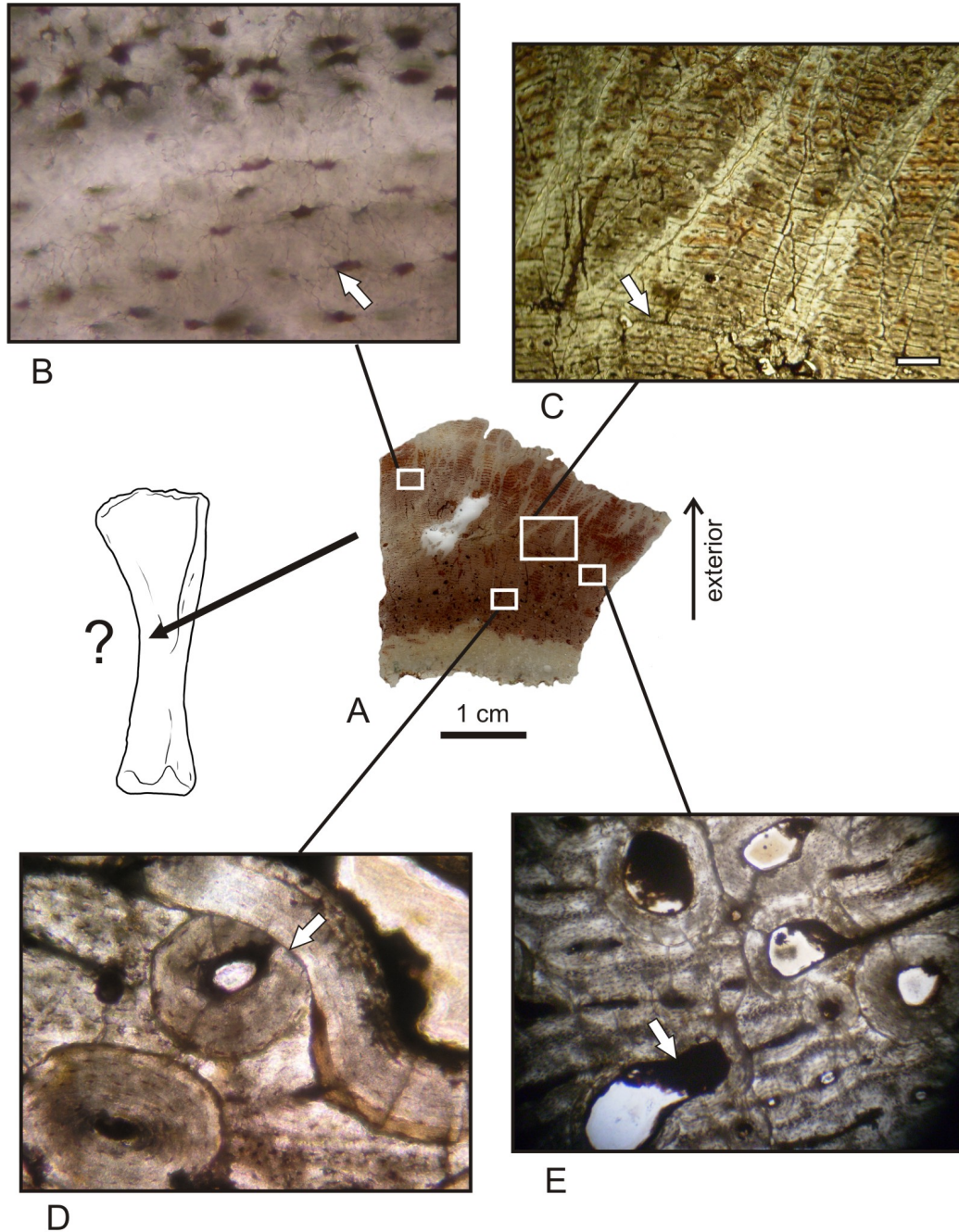
Fundamentalmente se encuentra dominado por tejido primario del tipo fibrolamelar altamente vascularizado. La disposición de los canales prefiguran una condición en gran medida laminar, aunque presenta un número importante de canales radiales mayormente hacia la corteza mas interna. Estos canales presentan numerosas lagunas de osteocitos, alargadas y estructuralmente alineadas, las cuales se interconectan por finas ramificaciones citoplasmáticas (*canaliculi*).

A mitad de la muestra, y recorriendo toda su longitud, se observa una línea levemente oscura que corre paralelamente a los canales vasculares circulares. Esta línea podría estar representando una discontinuidad en el crecimiento normal del hueso; sin embargo, en varios sectores de su recorrido, se observa que la misma divide a un cierto número de osteones de *Havers* y, hacia uno de los extremos, corta el tejido primario fibrolamelar, por lo que se trataría, en realidad, de una fractura.

Las zonas más profundas del tejido cortical presentan remodelación interna en grados diferenciales, reconociéndose pequeños espacios de erosión también llamados lagunas de *Howship*, osteones secundarios en etapas tempranas de



formación y osteones de *Havers* bien formados con numerosas capas de lamelas (hueso endosteal) y una línea cementante bien definida.



**Figura 94-** Muestra 1. Histología ósea de húmero (?), corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, detalle del tejido primario fibrolamelar, la flecha indica una laguna de osteocitos y sus *canaliculi* (40X); **C**, tejido fibrolamelar laminar de la corteza externa, la flecha indica una fractura en el mismo sentido que los canales vasculares circulares (Escala 1 mm); **D**, osteones de *Havers* en el

tejido cortical más profundo, la flecha indica el solapamiento de tejido secundario (10X); E, tejido fibrolamelar y remodelación interna en formación, la flecha indica una laguna de *Howship* (4X).

Llamativamente, todo este sector más profundo de la corteza presenta una coloración blanquecina en contraposición del sector más externo que varía entre colores rojizos a ocres.

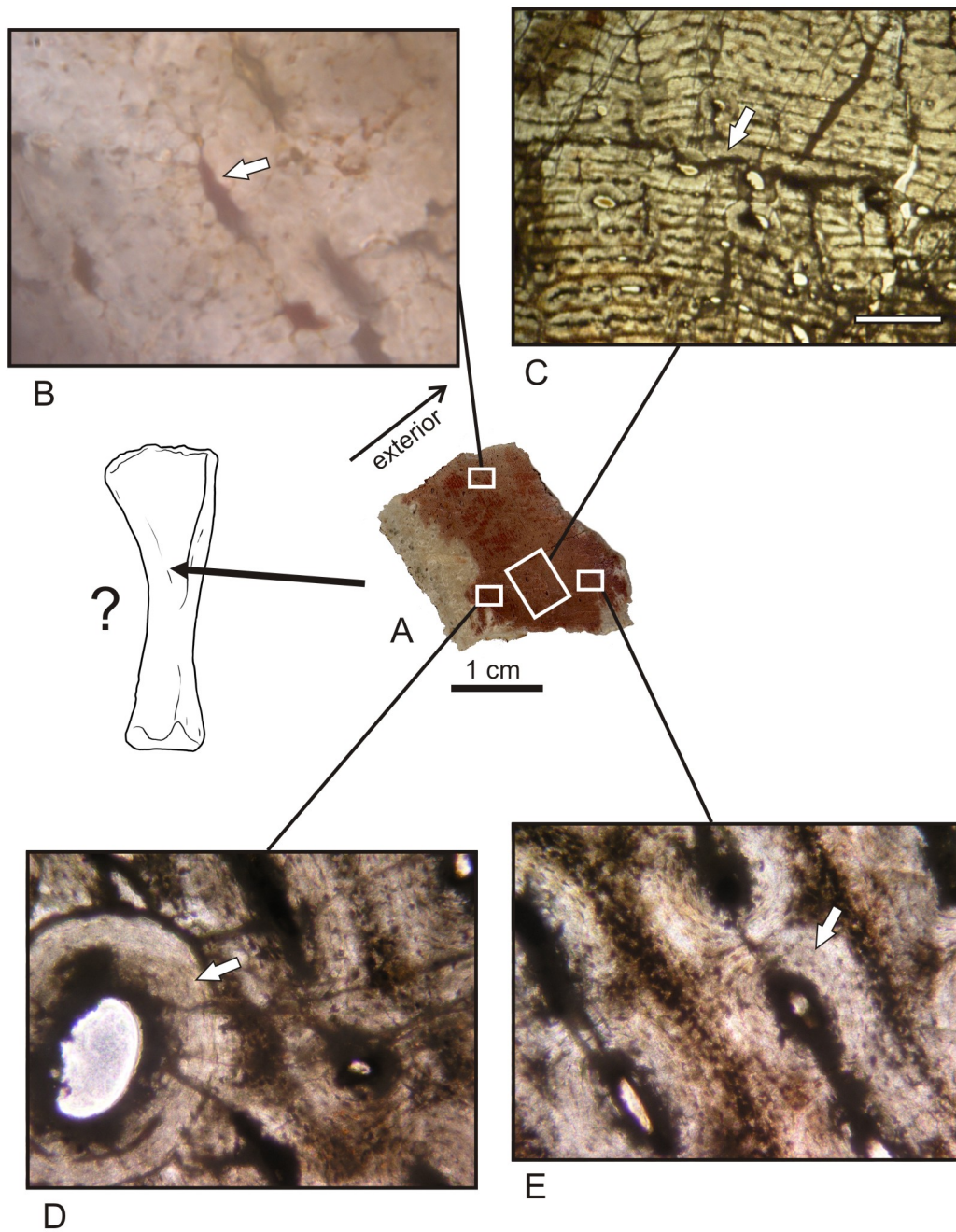
#### Muestra 2:

Esta muestra procede de un sector muy próximo a la muestra 1 previamente descripta, y corresponde a un fragmento medio-proximal de un elemento apendicular indeterminado con alto grado de alteración externa. También se trata de un corte transversal.

En congruencia con la muestra 1, se encuentra conformada por tejido primario fibrolamelar altamente vascularizado con canales circulares que prefiguran una estructura laminar bastante organizada. Se observan estructuras alineadas perpendiculares, adquiriendo un aspecto reticulado, pero no se trata de canales radiales sino de fracturas producto de la diagénesis. En este tejido primario son bien evidentes las lagunas de osteocitos, bien alargadas, y con *canaliculi* reconocibles a mayor aumento.

El sector más interno presenta osteones secundarios ampliamente distribuidos, aunque en un número menor a lo observado en la muestra 1. Estos osteones se corresponden a un primer ciclo de remodelación ya que en ningún caso solapan a otros osteones del mismo tipo. Por lo tanto, puede afirmarse que se trata de una incipiente remodelación del tejido primario fibrolamelar.

Como fuera mencionado en la muestra 1, a mitad de la misma (unos 20 ciclos de canales circulares aproximadamente del margen exterior) se observa una línea oscura paralela a los canales que representa una fractura y que puede a simple vista ser confundida como una línea de crecimiento. Asimismo, se observa la diferenciación de colores rojizos y blanquecinos entre las zonas externas y profundas respectivamente, como se mencionó en la muestra anterior.



**Figura 95-** Muestra 2. Histología ósea de húmero (?), corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, detalle del tejido primario fibrolamelar, la flecha indica una laguna de osteocitos y sus *canaliculi* (100X); **C**, tejido fibrolamelar laminar de la corteza externa, la flecha indica una fractura en el mismo sentido que los canales vasculares circulares (Escala 1 mm); **D**, osteón de *Havers* en el tejido cortical fibrolamelar, la flecha indica el osteón secundario en formación (10X); **E**, tejido fibrolamelar primario en la corteza externa, la flecha indica un osteón primario (10X).

### Muestra 3

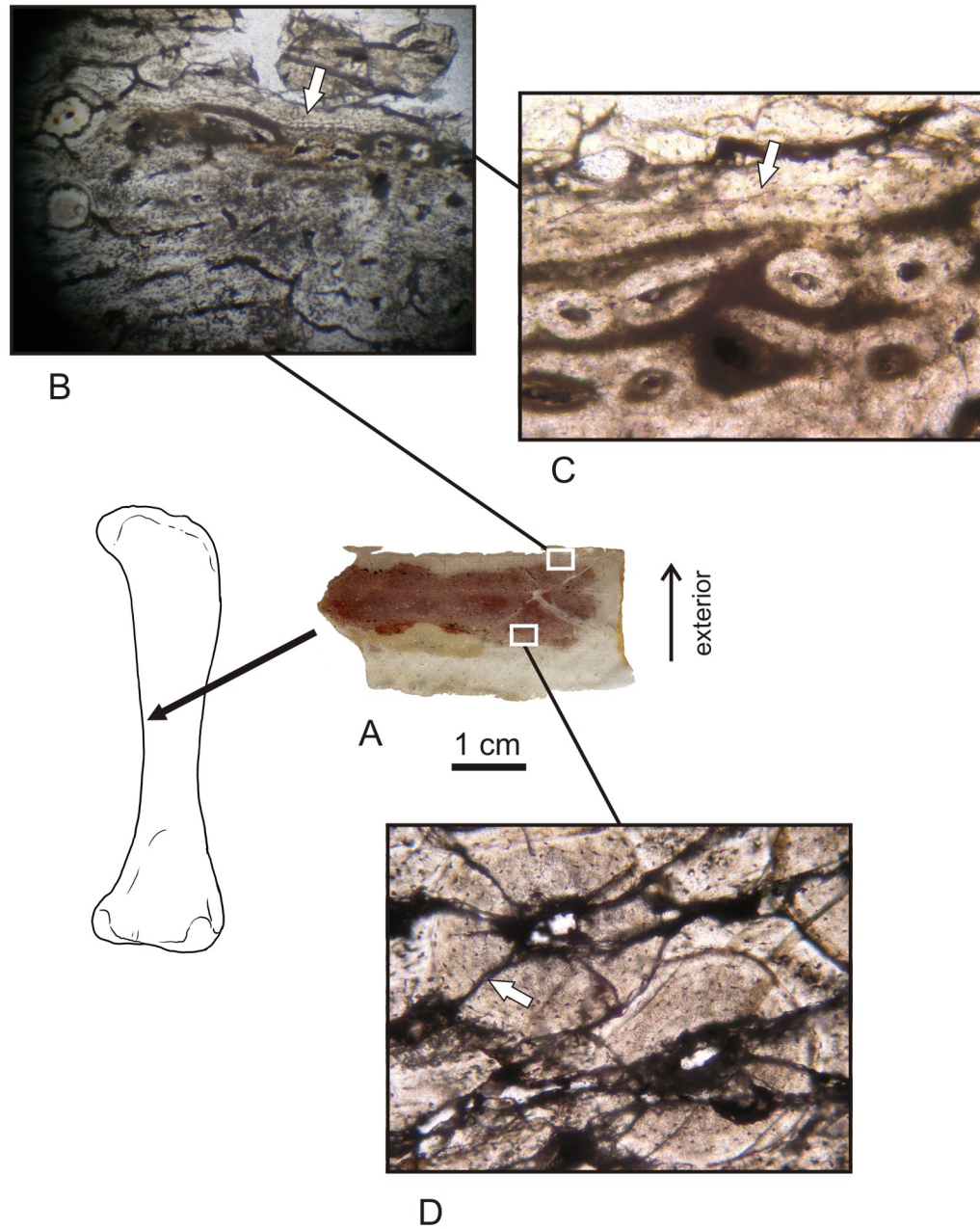
Esta muestra corresponde al sector medio de la diáfisis del fémur derecho del material tipo, justo por debajo del cuarto trocánter, sobre la cara posterior. Se trata de un corte transversal que abarca el sector cortical más externo.

En líneas generales, se observan características histológicas muy similares a las muestra 1 y 2. Se encuentra formado principalmente de tejido primario del tipo fibrolamelar, con un patrón generalmente laminar y plexiforme en algunos sectores, debido a la presencia de canales radiales sectorizados. La porción más externa es de coloración blanquecina y no hay evidencia de tejido secundario. En sentido medular, comienzan a observarse osteones secundarios (o de *Havers*) distribuidos esporádicamente, los cuales evidencian una temprana remodelación interna por sobre el tejido primario fibrolamelar. Estos osteones se presentan en diferente grado de desarrollo, con pocas a numerosas capas de lamelas concéntricas de hueso endosteal. Muchos de estos osteones se encuentran fracturados en sentido radial, producto de fenómenos diagenéticos, los cuales causaron mayores fracturas evidentes en toda la muestra. A mayor aumento se reconocen bien claras las lagunas de osteocitos y los *canaliculi* ramificados.

Si bien aparece una mayor densidad de osteones secundarios hacia la zona más interna, en ningún caso se observa un hueso completamente remodelado del tipo haversiano denso. Asimismo, no se observa hueso zonal ni *annuli*, aunque sí una línea que recorre toda la muestra, muy cercana al borde más externo, y paralela a los canales circulares.

Sin embargo, no es posible afirmar que se trate de una línea de crecimiento ya que la muestra en este sector se encuentra alterada y no es clara su microestructura. Esta tenue línea está acompañada por una hilera de pequeños osteones primarios hacia el centro de la muestra, los cuales se orientan en sentido longitudinal.



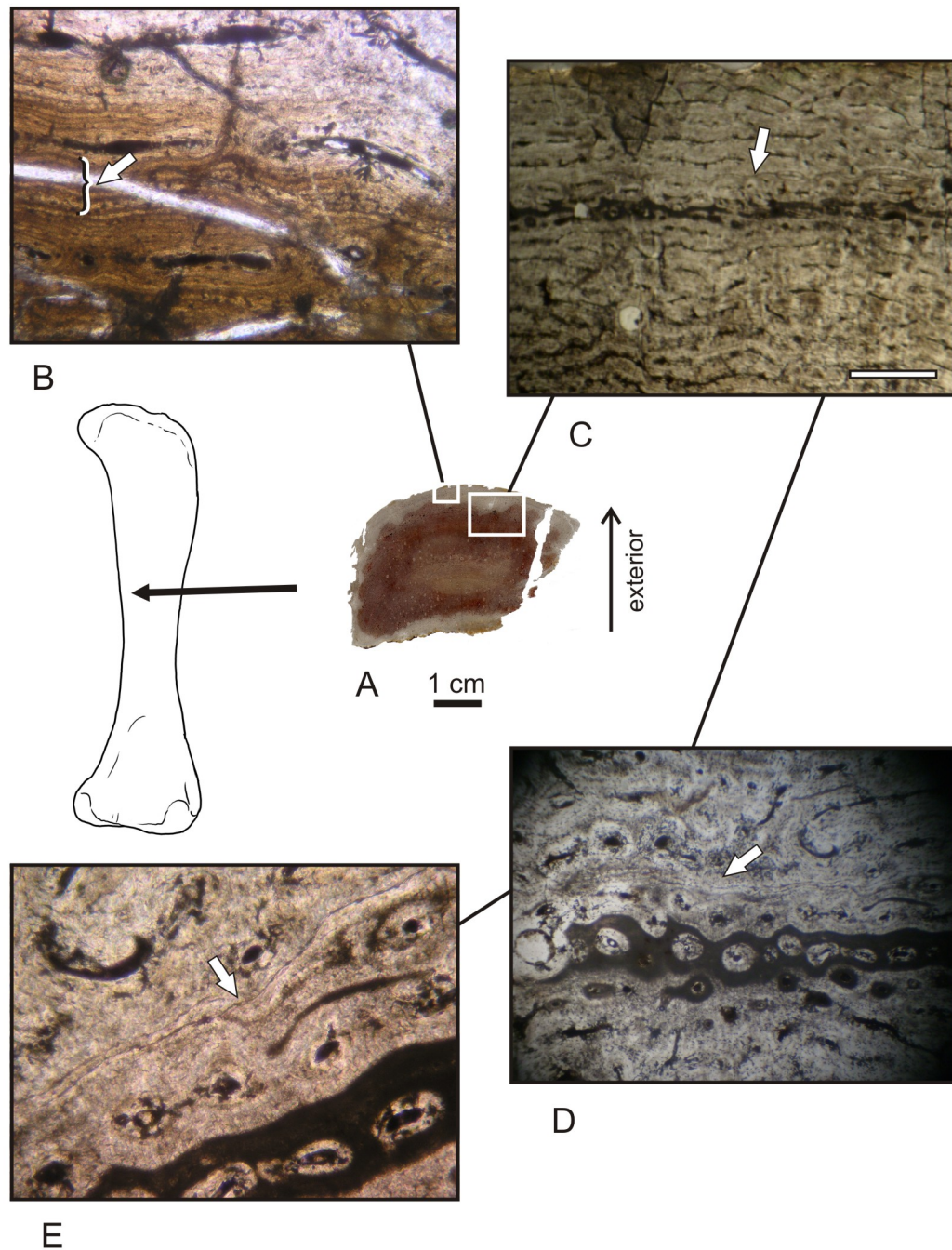


**Figura 96-** Muestra 3. Histología ósea de fémur, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido primario fibrolamelar de la corteza externa, la flecha indica una posible LAG (4X); **C**, detalle de la LAG y banda de osteones primarios alineados, la flecha indica la LAG (10X); **D**, tejido secundario en la corteza más profunda, la flecha indica una fractura radial sobre un osteón de *Havers* (10X).

#### Muestra 4

Esta sección delgada proviene del sector medio de la diáfisis del fémur derecho, sobre la cara posteromedial, muy próximo al de la muestra 3. Al igual que esta última, se trata de un corte transversal.

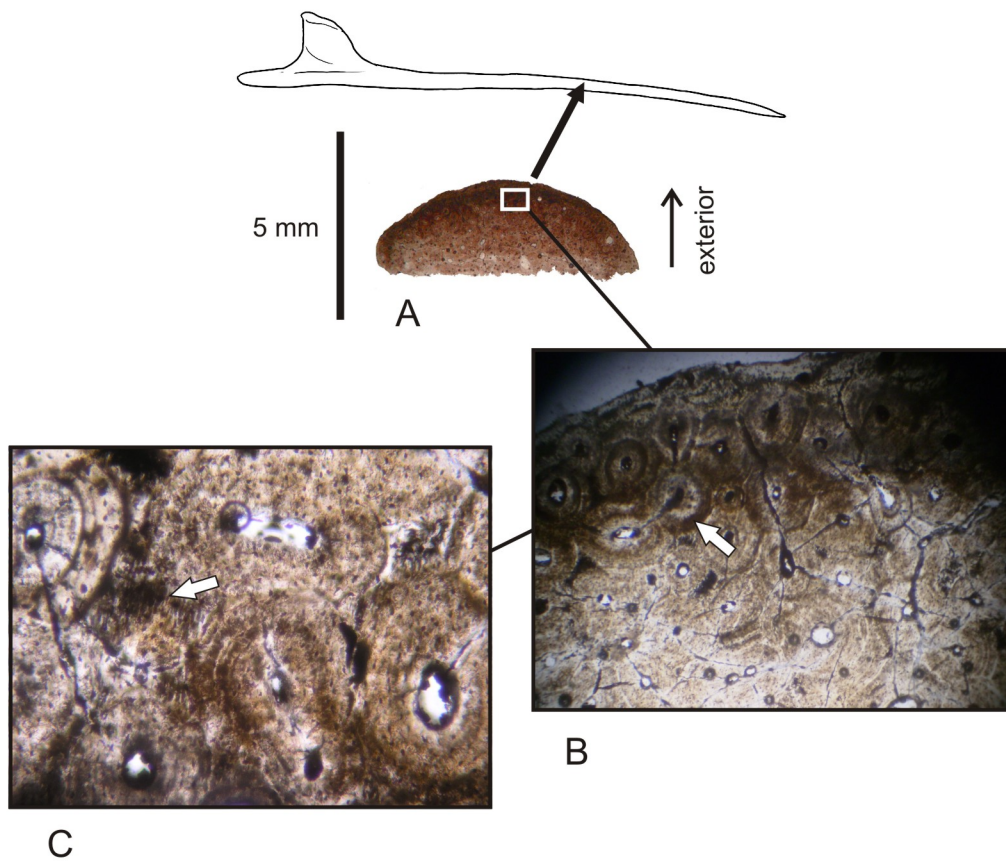
Está constituida por tejido compacto primario del tipo fibrolamelar, de disposición laminar en la corteza más externa y plexiforme hacia la parte más profunda debido al desarrollo de canales vasculares radiales. El sector subperiosteal es claro y está compuesto completamente por tejido primario. Sólo por sectores se advierte un tejido lamelar, conformado por un bandeo paralelo de tonalidades ocre, que representa una marca de crecimiento a modo de *annulus*, aunque sólo reconocible a mayor aumento. Hacia la zona cortical más profunda se reconocen osteones de *Havers* en diferentes grados de desarrollo, pero en ningún caso conformando un tejido haversiano denso. Se observan grandes espacios de reabsorción o lagunas de *Howship*, muchas con incipiente crecimiento de tejido endosteal en dirección centrípeta. Estos espacios de reabsorción se desarrollan en una mayor densidad a medida que se profundiza en el tejido cortical. En el tejido cortical más externo se reconoce una línea de crecimiento bien evidente que se acompaña por 2 o 3 bandas de osteones primarios longitudinales, alineados, de pequeño tamaño. Esta discontinuidad puede deberse a una línea de crecimiento detenido (LAG), y las bandas de tejido longitudinal podrían estar mostrando una ralentización en el crecimiento del tejido óseo (Curry y Erickson, 2005). Asociados al sector de la línea de crecimiento detenido se advierten fibras de *Sharpey* orientadas perpendicularmente.



**Figura 97-** Muestra 4. Histología ósea de fémur, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, hueso lamelar en la corteza subperiosteal, la flecha indica un posible *annuli* (10X); **C**, tejido fibrolamelar laminar de la corteza externa, la flecha indica una LAG (Escala 1 mm); **D**, línea de crecimiento detenido en el tejido primario cortical, la flecha indica la LAG alineada con una banda de osteones primarios longitudinales (4X); **E**, detalle de la LAG y el tejido fibrolamelar asociado, la flecha indica la LAG (10X).

### Muestra 5

Este corte delgado transversal proviene de una porción de una costilla cervical que no pertenece al material tipo, probablemente de un sector medio-distal debido a sus proporciones comparadas con la costilla cervical completa del holotipo. El grosor del corte no es uniforme, por lo que no se advierte el perímetro completo de la sección cortada. Sin embargo, el material disponible proporciona la suficiente evidencia para analizar su microestructura.



**Figura 98-** Muestra 5. Histología ósea de costilla cervical, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido remodelado de crecimiento secundario conformado por osteones de *Havers*, la flecha indica un osteón secundario comunicado con su par por medio de un canal de *Volkman* (4X); **C**, tejido secundario con poca matriz fibrosa primaria, la flecha indica la matriz fibrosa intersticial (10X).



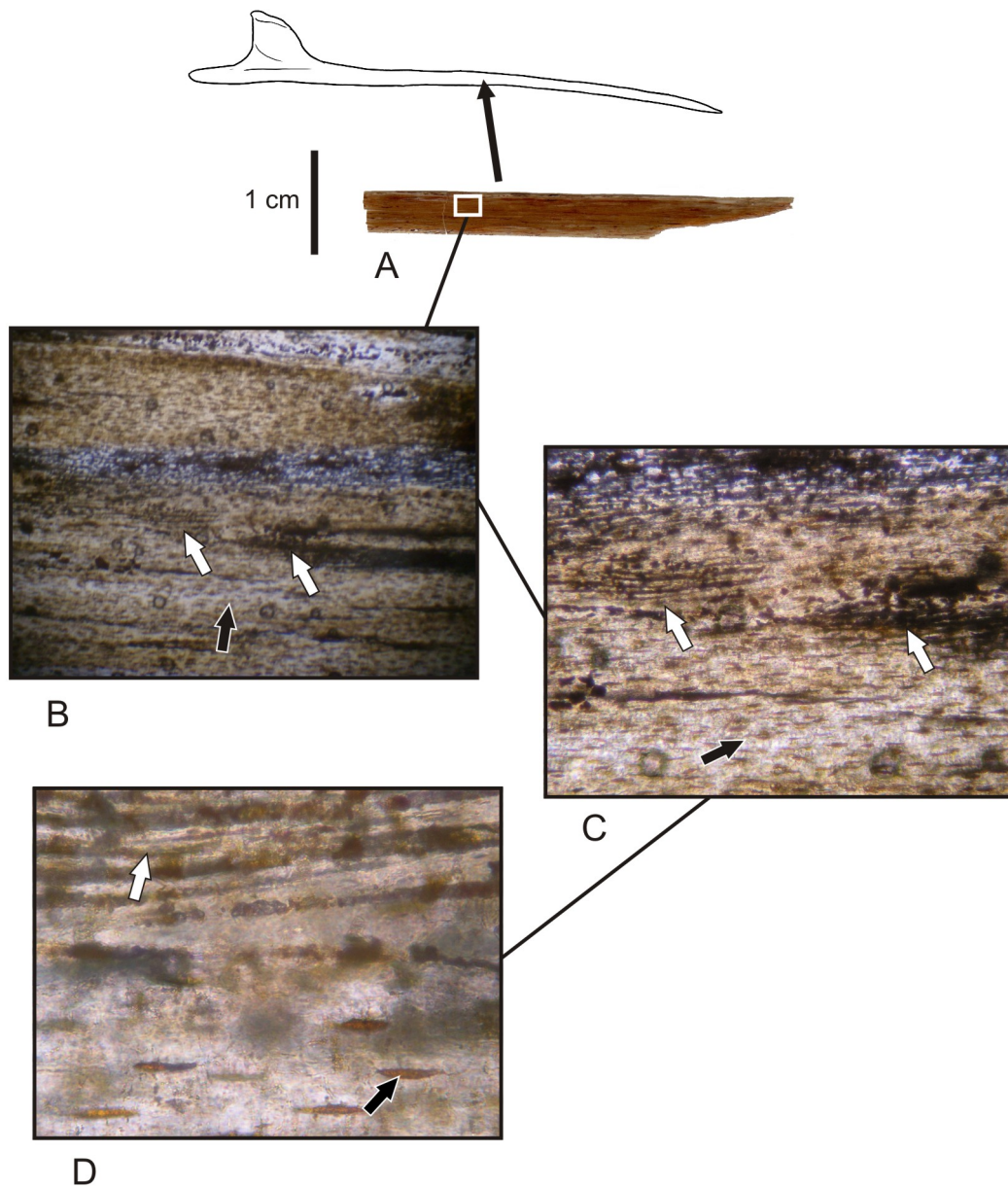
El tejido de esta muestra está formado principalmente por un hueso compacto que ha sufrido remodelación ósea. En tal sentido, se encuentra constituido por una mayor densidad de osteones secundarios que se contactan unos con otros en casi la totalidad de la sección. Estos osteones de *Havers* se componen de varias lamelas de hueso endosteal, que muestran lagunas de osteocitos bien alineadas concéntricamente y con pocas ramificaciones citoplasmáticas. En algunos sectores se advierte tejido intersticial compuesto exclusivamente por una matriz fibrosa de origen primario. Este tejido primario también se advierte en una delgada zona perimetral, donde además se pueden reconocer algunos pocos osteones primarios, de mucho menor tamaño y sin la línea de cemento que caracteriza a los osteones de *Havers*. No hay evidencias de líneas de crecimiento detenido, *annuli* ni zonas. Las características histológicas aquí descritas se condicen ampliamente con las reconocidas por Cerda (2009) en una costilla cervical asignada tentativamente a un titanosaurio del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro.

#### Muestra 6

En estrecha vinculación con la muestra previamente descrita, esta sección proviene del mismo fragmento de costilla cervical, pero el corte se ha realizado en sentido longitudinal. Esta orientación permite ampliar aún más algunos rasgos microestructurales de esta varilla ósea.

En este tejido, fundamentalmente secundario, se reconocen fácilmente los osteones secundarios formados por sucesivas lamelas longitudinales que muestran un ordenamiento en el mismo sentido de sus lagunas de osteocitos. Dichas lagunas, alargadas, presentan numerosos *canaliculi* que se observan con gran detalle a mayor aumento.

Es notable la claridad con la que se observa la disposición de las fibras colágenas de la matriz primaria, en su mayoría empaquetadas y orientadas longitudinalmente.



**Figura 99-** Muestra 6. Histología ósea de costilla cervical, corte longitudinal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido secundario y matriz fibrosa primaria, las flechas blancas indican los paquetes de fibras colágenas y la flecha negra un osteón primario (4X); **C**, detalle de las fibras colágenas empaquetadas (flechas blancas) y canal vascular secundario (flecha negra) (10X); **D**, fibras de colágeno (flecha blanca) y lagunas de osteocitos y sus *canaliculi* de un osteón secundario (40X).

En los sectores donde se reconoce la matriz fibrosa primaria se observan, con mayor aumento, pequeñas lagunas que corresponderían a lagunas de de

fibroblastos. Hacia la periferia, se reconoce el tejido primario fibroso con la presencia de pocos osteones primarios, los cuales carecen de línea de cemento.

### Muestra 7

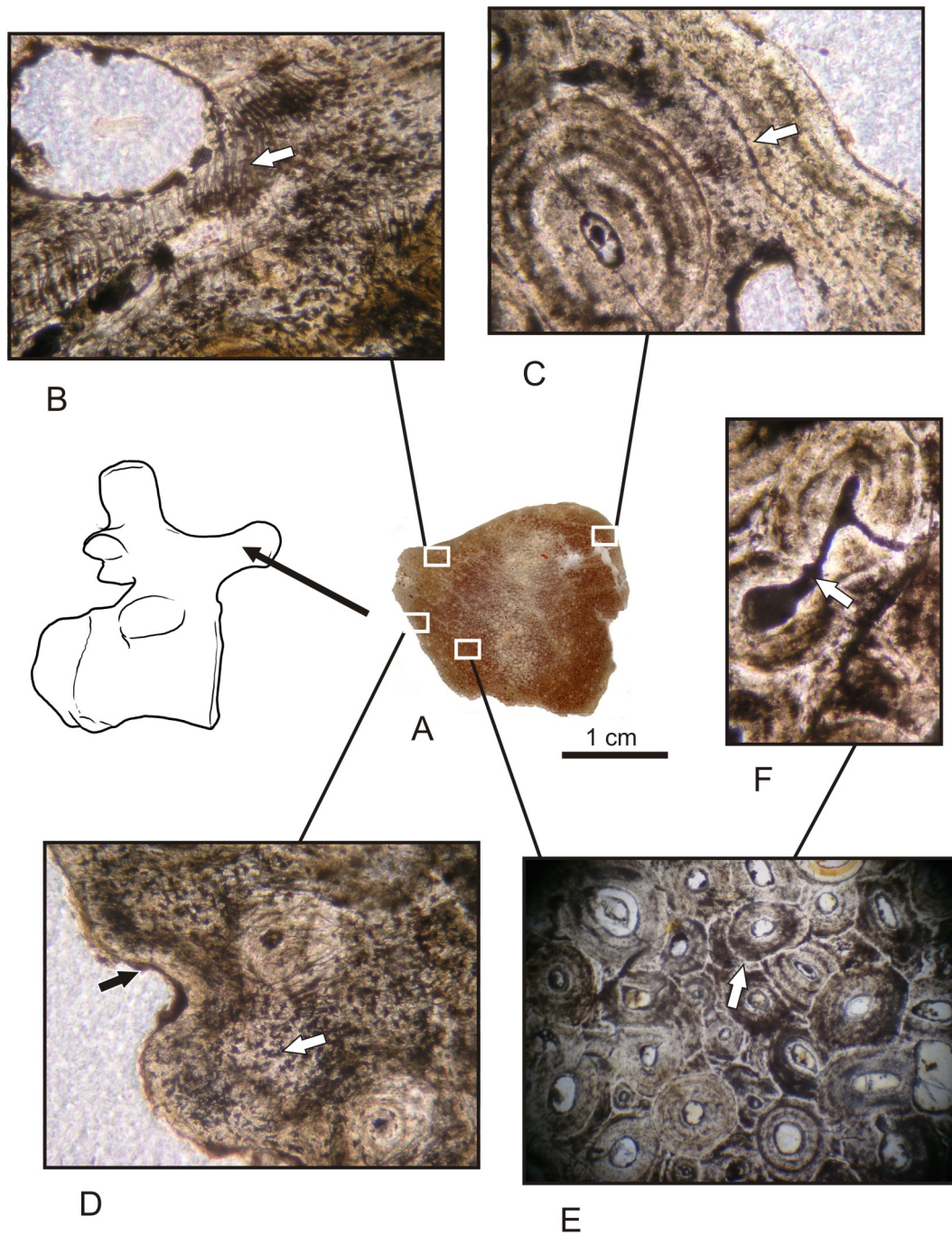
Este corte proviene de una prezigapófisis derecha aislada perteneciente a una vertebra caudal media no recuperada en el material tipo. Es de destacar la presencia de una protuberancia anómala hacia el sector medial de la muestra que representa una posible patología. El corte se realizó en sentido transversal al eje longitudinal de la zigapófisis.

Esta muestra se encuentra compuesta fundamentalmente por hueso compacto del tipo haversiano, denotando un alto grado de remodelación interna. En la zona más profunda, medular, se reconocen amplios espacios de reabsorción, en muchos casos rellenos con inclusiones minerales, pero que no llegan a prefigurar una condición completamente esponjosa.

La remodelación es mucho mayor desde el centro hacia la periferia de la muestra. En muchos sectores corticales profundos, se advierten, inclusive, varias generaciones de remodelación secundaria, evidenciado por el solapamiento de osteones de *Havers* con un elevado número de ciclos de hueso endosteal. Asimismo, se reconocen canales de *Volkman* conectando varios pares de osteones secundarios.

En la región perimetral de la muestra se advierte una delgada capa de tejido primario fibrolamelar, que abarca el sector cortical más externo. Sobre el margen lateral se advierte una clara discontinuidad, la cual posiblemente sea una línea de crecimiento. Esta línea oscura es continua y corta el tejido fibrolamelar, por lo que posiblemente se trate de una línea de crecimiento detenido (LAG).

El tejido primario también puede encontrarse en algunos pocos sectores, conformando la matriz, entre osteones secundarios. En este poco desarrollo de tejido primario, los canales vasculares están bastante reducidos, y las lagunas de osteocitos se distribuyen sin una orientación preferencial.



**Figura 100-** Muestra 7. Histología ósea de prezigapófisis de vertebra caudal media, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido fibrolamelar de la corteza externa, la flecha indica la presencia de fibras de *Sharpey* alineadas (10X); **C**, tejido fibrolamelar reducido de la corteza externa y tejido secundario en proximidad, la flecha indica una posible LAG (10X); **D**, tejido primario subperiosteal, la flecha blanca indica la matriz fibrosa de tipo *Woven* y la flecha negra indica las irregularidades de la superficie externa del hueso (10X); **E**, tejido secundario haversiano de la corteza

más interna, la flecha muestra el solapamiento de osteones de *Havers* producto de sucesivas generaciones (4X).

Sin embargo, en las proximidades de la región que muestra la posible patología, el tejido primario fibrolamelar evidencia un mayor desarrollo. Es de destacar la presencia de fibras de *Sharpey* en paquetes alineados, a ambos lados de la patología, sobre la cara medial de la muestra. La zona que comprende la patología puede describirse como un domo medial que incluye una abertura que se comunica con el exterior, rellena por sedimentos. Las paredes de este domo están engrosadas y formadas por una matriz fibrosa primaria de tipo *Woven*, y moderada cantidad de osteones primarios. Es notable la presencia de irregularidades en la superficie externa del hueso.

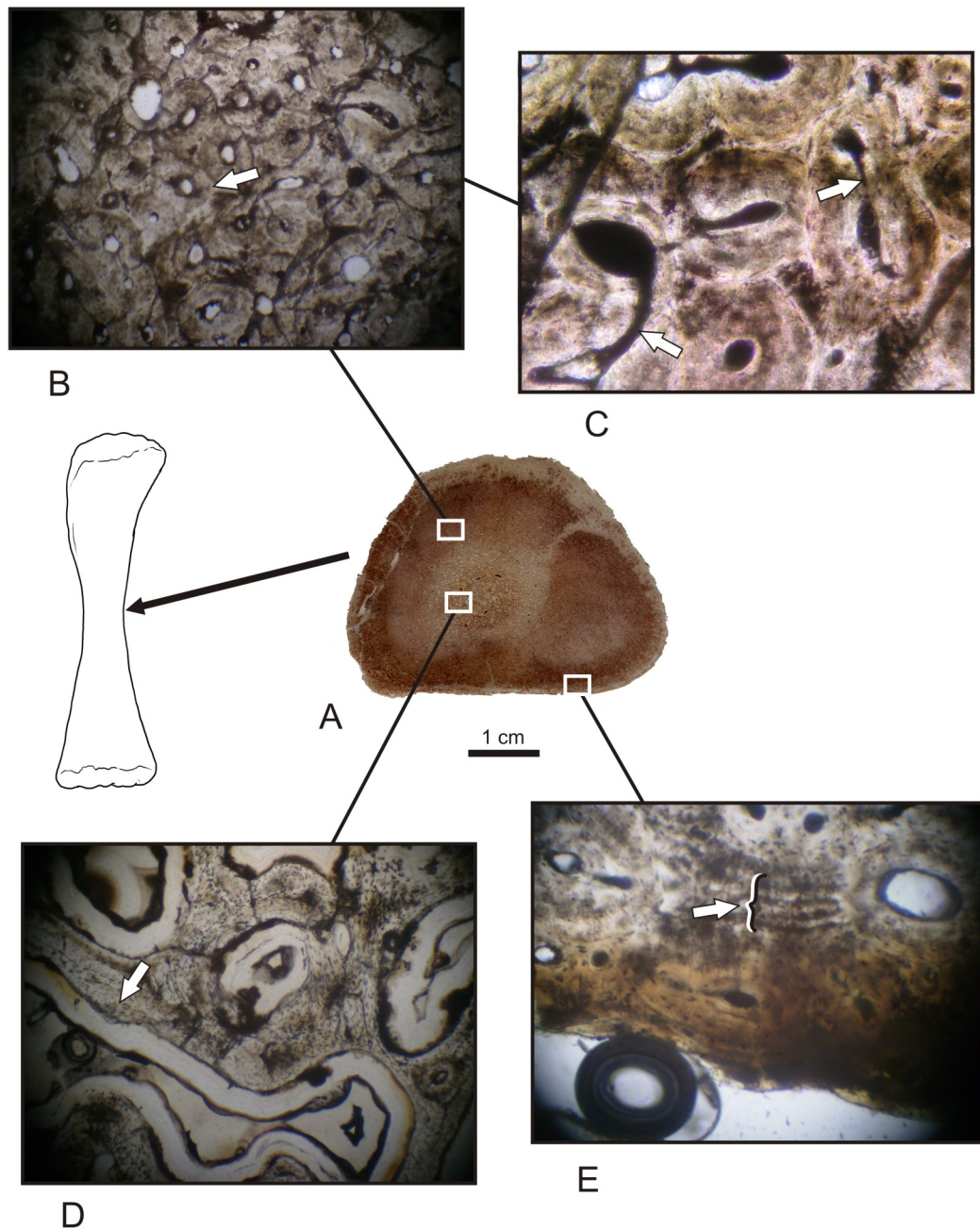
La zona más profunda se encuentra formada por tejido haversiano denso, el cual muestra una cierta orientación preferencial longitudinal de los osteones secundarios. Esta estructura patológica podría deberse a un conducto de drenaje de una infección localizada del tipo osteomielitis, la cual se ha documentado en otros dinosaurios y presenta características similares (McWhinney *et al.*, 2001; Hanna, 2002; Canudo *et al.*, 2005).

### Muestra 8

Esta muestra pertenece al sector medio de la diáfisis de un fragmento de metacarpiano que por su tamaño, morfología y estado de preservación, pertenecería al metacarpiano III derecho del espécimen que conforma el holotipo. Es un corte transversal completo, el cual permite reconocer la morfología perimetral, así como el completo desarrollo del tejido cortical y medular.

La muestra se encuentra compuesta por tejido compacto con alto grado de remodelación secundaria mayormente en todo el sector cortical, mientras que en la zona medular se advierte una condición esponjosa con trabéculas conformadas por tejido endosteal secundario.





**Figura 101-** Muestra 8. Histología ósea de metacarpiano, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido haversiano de la corteza profunda, la flecha indica la línea de cemento entre dos osteones secundarios (4X); **C**, tejido haversiano de la corteza profunda, las flechas indican canales de *Volkman* (10X); **D**, tejido medular medianamente esponjoso, la flecha indica el tejido trabecular del tipo endosteal (4X); **E**, tejido lamelar en la región subperiosteal, la flecha indica un posible *annulus* (10X).

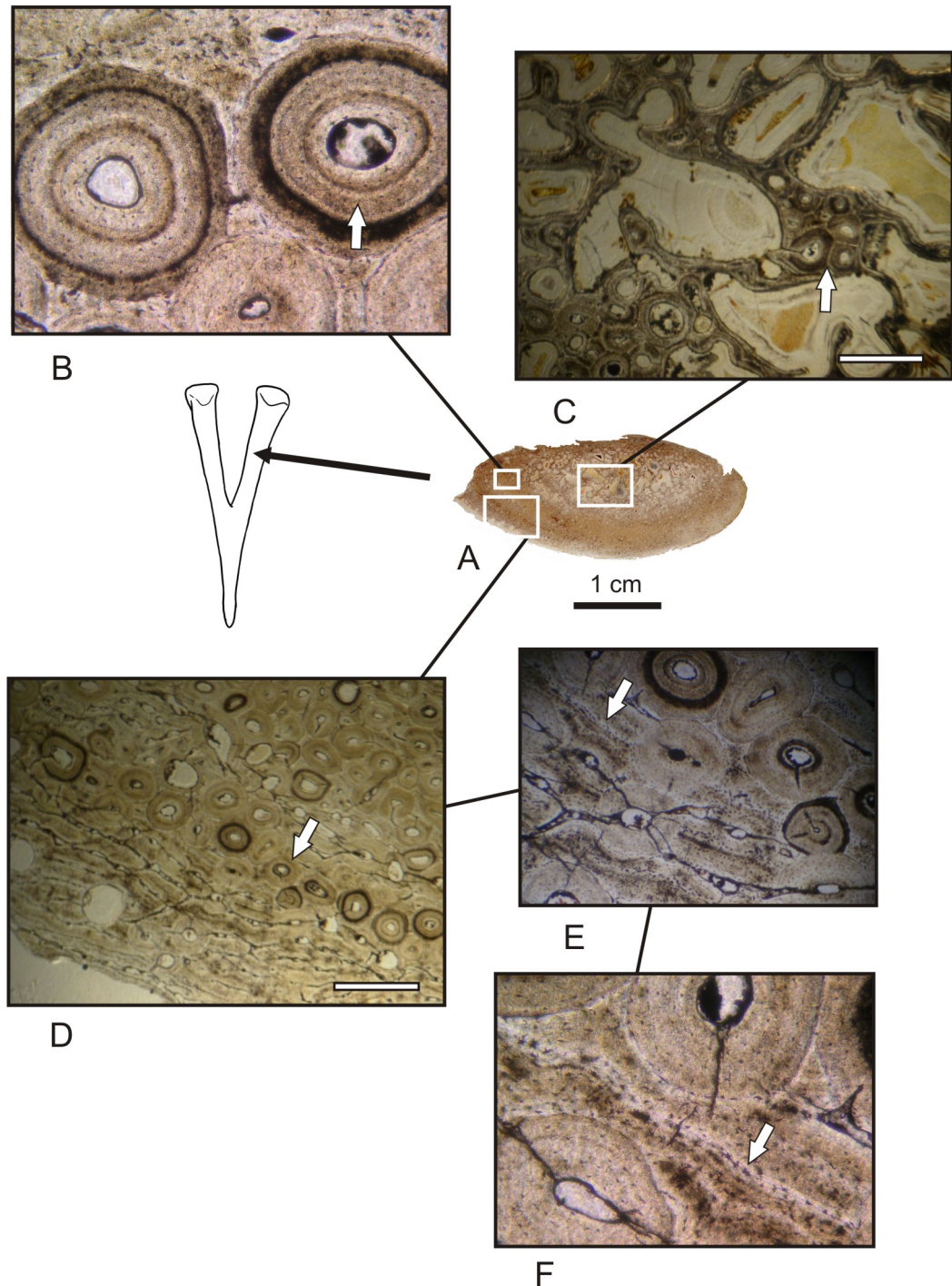
El tejido compacto cortical está compuesto por varias generaciones de osteones secundarios, los cuales se hallan densamente distribuidos conformando un típico hueso *haversiano*. Se reconocen numerosas conexiones (canales de *Volkman*) vinculando a pares de estos osteones en toda esta área cortical. Los osteones de *Havers* se componen por sucesivas lamelas de hueso endosteal centrípeto, con lagunas de osteocitos alineadas y con *canaliculi* bien evidentes y numerosos.

Por otra parte, se observa tejido primario remanente como tejido intersticial, el cual se reconoce como una matriz fibrosa sin una orientación preferencial de sus fibras. Este tejido primario está restringido al sector cortical más externo, y se encuentra totalmente ausente hacia los sectores más profundos. En el sector inferior de la muestra, bien en el límite del hueso, se advierte la presencia de una línea oscura y una sucesión de líneas paralelas que semejan un tejido lamelar. Si bien se encuentra muy mal preservado y bastante fragmentado, puede reconocerse esta estructura como un *annulus*.

### Muestra 9

Esta sección delgada corresponde al sector medio de una rama izquierda de un arco hemal anterior. Se trata de un corte transversal completo, donde se advierte la microestructura cortical y medular del elemento. Está compuesto por un tejido compacto cortical y una gran médula ovoidal constituida por tejido de aspecto cavernoso. Esta zona medular no se ubica simétricamente en el sector medio del elemento, sino que lo hace sobre el borde medial, con el consecuente adelgazamiento del segmento cortical en el mismo sentido.

El hueso cortical está conformado por tejido primario fibrolamelar laminar que se aprecia como tal en la región más perimetral, mientras que la corteza profunda muestra un alto grado de remodelación ósea, con lagunas de reabsorción y osteones secundarios bien desarrollado y ampliamente distribuidos.



**Figura 102-** Muestra 9. Histología ósea de arco hemal, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido haversiano de la corteza profunda, la flecha indica las sucesivas lamelas conformando un osteón secundario (10X); **C**, tejido medular esponjoso, la flecha indica el tejido trabecular secundario (Escala 1 mm); **D**, tejido cortical primario fibrolamelar y secundario, la flecha indica una banda de osteones secundarios asociados a una LAG (Escala 1 mm); **E**, línea de



crecimiento detenido asociado a una banda circular de osteones secundarios (4X); **F**, línea de crecimiento detenido asociado a una banda circular de osteones secundarios (10X).

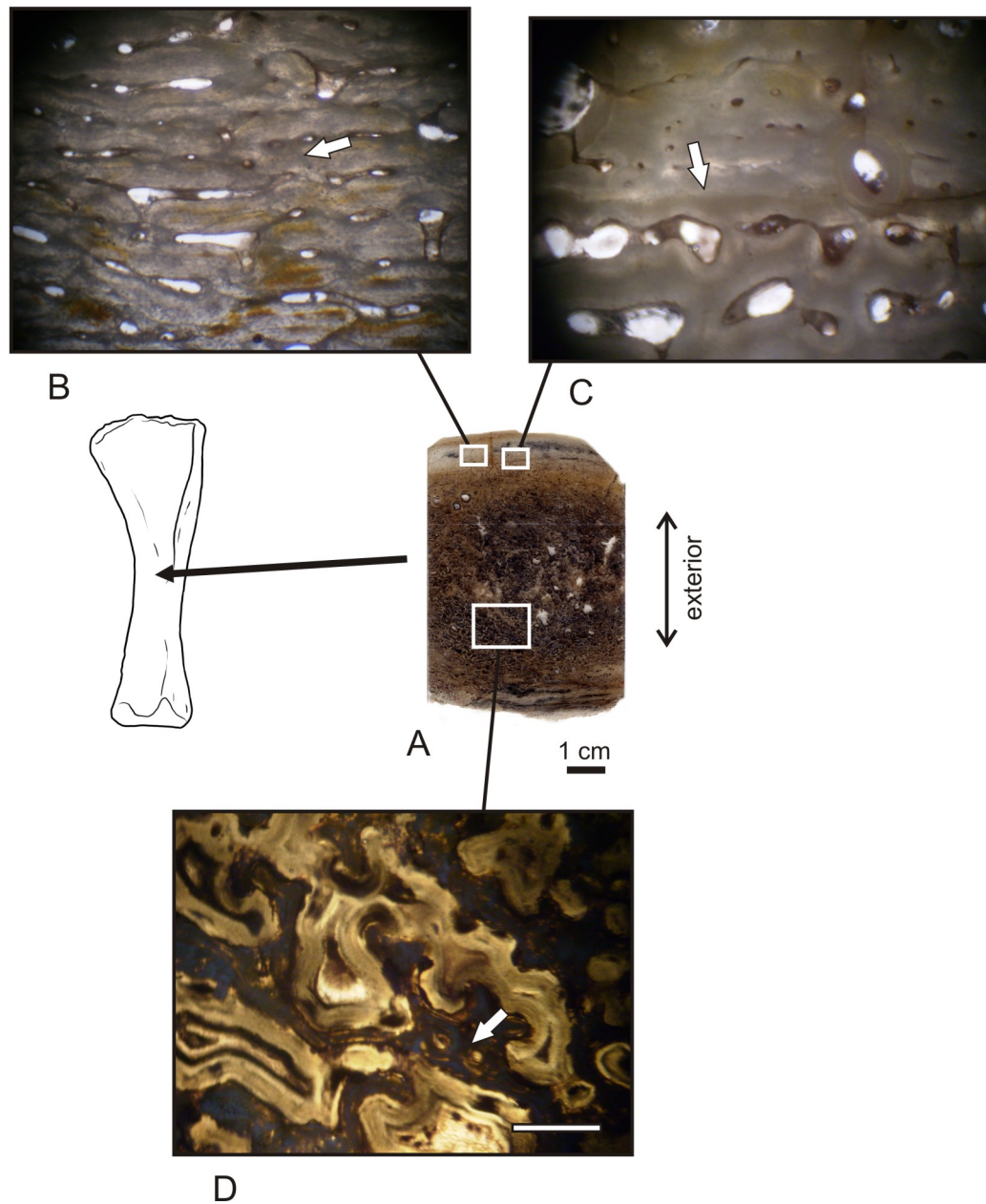
El tejido laminar primario se encuentra fundamentalmente formado por canales vasculares longitudinales, observándose un límite neto (no gradual) entre éste y el tejido secundario de la zona más profunda. En el sector cortical del margen lateral, se advierte una banda de osteones de *Havers* que muestran una cierta alineación inmersa en el tejido fibrolamelar primario. En algunos sectores de esta banda de tejido secundario se observa una línea de crecimiento que se reconoce como un LAG, y que estaría íntimamente relacionada con el desarrollo diferencial de dicha banda. Una situación similar se ha observado en cortes histológicos de *Andesaurus delgadoi* (Cerdeña, com. pers.). El tejido primario se adelgaza notablemente hacia los extremos, donde sólo se observa como un tejido lamelar.

El tejido medular se encuentra conformado por amplias celdillas rellenas de minerales, flanqueados por trabéculas compuestas por hueso haversiano de al menos dos generaciones. Estas lagunas de reabsorción están mayormente rodeadas de una conspicua capa de hueso endosteal dispuesto en lamelas concéntricas.

#### Muestra 10

Este corte delgado comprende una sección transversal completa de un hueso apendicular largo, que por sus dimensiones podría ser un húmero, pero que no está incluido en el material tipo. Al ser una sección completa, es posible reconocer el tejido cortical y medular en su máxima expresión. En tal sentido, es notable la proporción de tejido medular esponjoso por sobre el tejido cortical compacto en una relación de 7 a 1.

Aunque su microestructura no es muy clara debido al excesivo grosor del preparado, el tejido cortical muestra en su composición dos tipos de hueso. Se reconoce un tejido secundario formado por osteones de *Havers* en la corteza profunda y un tejido primario fibrolamelar en la corteza externa, que muestra una organización laminar en gran medida formada por canales vasculares longitudinales alineados.



**Figura 103-** Muestra 10. Histología ósea de húmero (?), corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido primario fibrolamelar, la flecha indica un canal vascular circular (4X); **C**, tejido primario fibrolamelar interrumpido por una línea de crecimiento, la flecha indica una posible línea de crecimiento detenido (LAG) (4X); **D**, tejido medular esponjoso, la flecha indica el tejido trabecular secundario del tipo endosteal (Escala 1 mm).

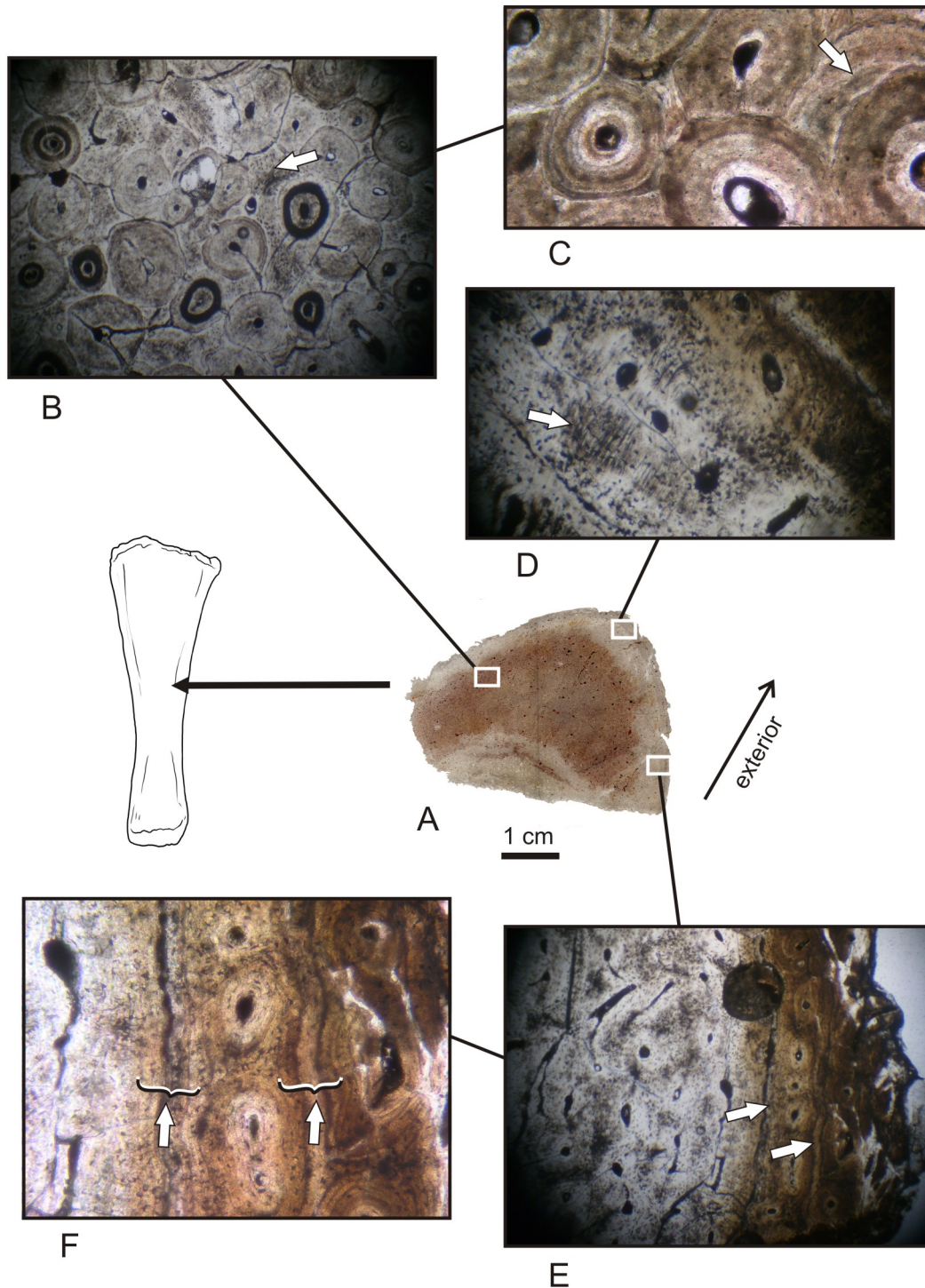
Aunque pocos, se reconocen osteones secundarios en esta corteza perimetral, por lo que se deduce que recién comenzaba el remodelamiento interno en este sector al momento de la muerte del espécimen. Cabe destacar la presencia de una línea limitante en la zona profunda del tejido fibrolamelar, interrumpida en sectores por la presencia de osteones secundarios, lo que sugiere la presencia de una línea de crecimiento detenido (LAG). No es posible reconocer el desarrollo del tejido endosteal en los osteones de *Havers*, como tampoco, a mayor aumento, lagunas de osteocitos y *canaliculi*.

Por su parte la médula presenta un tejido sumamente cavernoso, con amplios espacios de reabsorción que presentan numerosas inclusiones minerales y gruesas paredes de lamelas de tejido endosteal. El sistema trabecular está bien desarrollado, conformado por tejido secundario.

#### Muestra 11

Esta muestra proviene del sector medio de la ulna izquierda incompleta, perteneciente al material tipo. La muestra corresponde a una porción del sector posteromedial de la diáfisis. La sección transversal incluye fundamentalmente tejido cortical y una pequeña franja de tejido medular.

El tejido cortical se encuentra constituido por hueso compacto altamente remodelado, inclusive hasta las proximidades del perímetro cortical. El grado de remodelación va aumentando a medida que se profundiza hacia la zona perimedular, en donde se observan varias generaciones de osteones secundarios en un típico hueso haversiano denso. Estos osteones de *Havers* muestran un engrosamiento conformado por tejido lamelado endosteal centrípeto y evidentes líneas cementantes bien marcadas que conforman sus límites. Se observan numerosos canales de *Volkman* conectando pares de osteones secundarios en el tejido cortical.



**Figura 104-** Muestra 11. Histología ósea de ulna, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido haversiano de la corteza externa, la flecha indica pequeñas zonas de matriz primaria intersticial (4X); **C**, tejido haversiano de la corteza externa, la flecha indica el solapamiento de osteones secundarios evidenciando varias generaciones (10X); **D**, tejido primario fibrolamelar subperiosteal, la flecha indica un paquete de fibras de *Sharpey* alineadas (10X); **E**, tejido lamelar inmerso en el tejido primario fibrolamelar de la región subperiosteal, las flechas indican la presencia

de dos *annuli* (4X); **F**, zona de tejido fibrolamelar compuesto por una sola banda de canales vasculares longitudinales alineados, las flechas indican los *annuli* (10X).

El tejido primario presente, de tipo fibrolamelar laminar, se distribuye solamente en la región subperiosteal y en pequeños intersticios aislados, conformando la matriz. Se encuentra levemente invadido por algunos osteones secundarios y espacios de reabsorción alineados. Las lagunas de osteocitos presentan *canaliculi* bien desarrollados y evidentes a mayor aumento. En los sectores preservados de tejido subperiosteal, es notable la presencia de un bandeo de tonalidades ocre de tejido lamelar conformando dos *annuli*, los cuales limitan una banda simple de osteones primarios longitudinales que conformaría una zona. Por debajo de este tejido perimetral lamelar, se advierten bandas que muestran una importante densidad de fibras de *Sharpey* empaquetadas, transversalmente alineadas, sobre todo en el sector que se corresponde con el vértice medioposterior de la ulna.

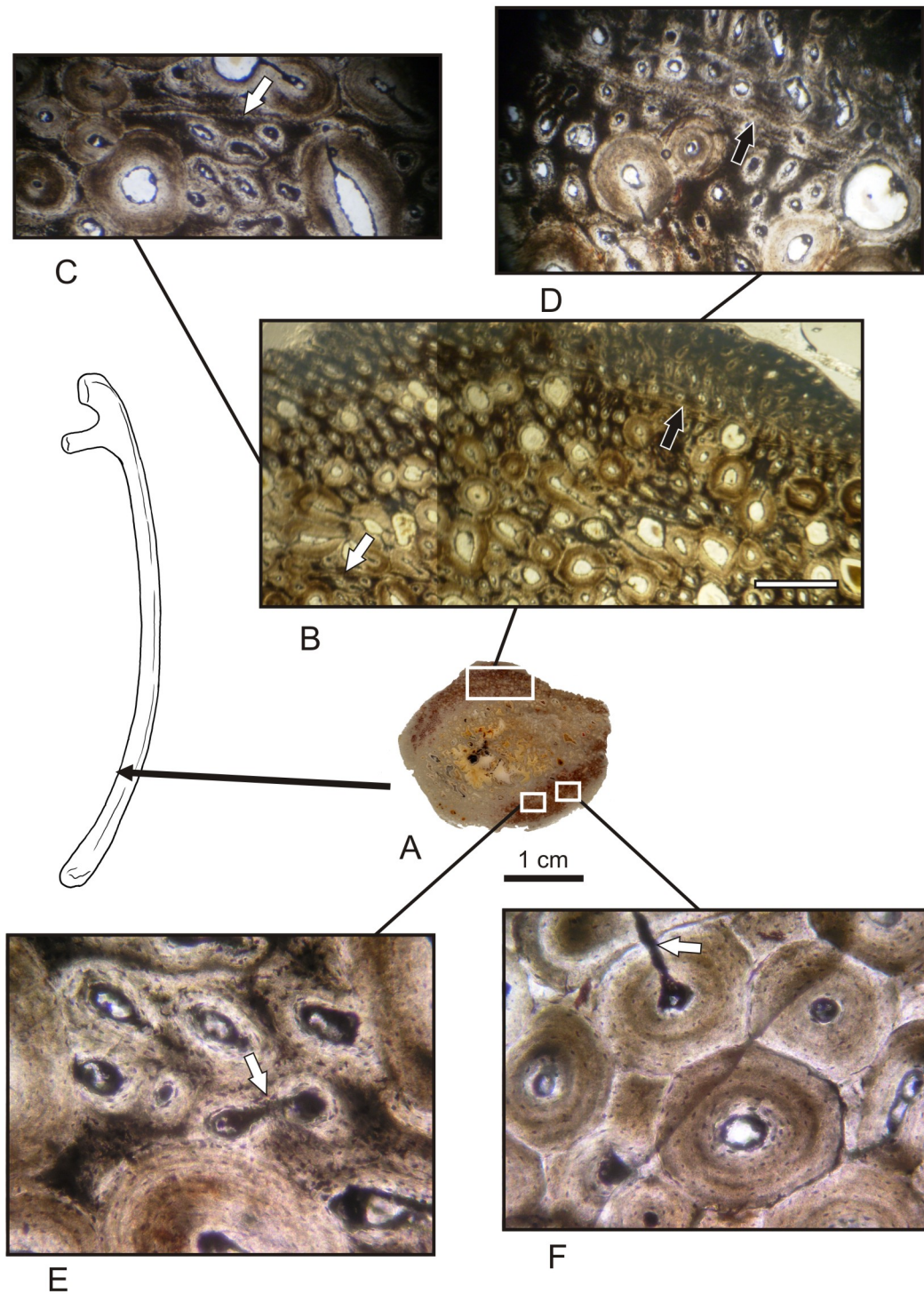
Por su parte, se advierte en el tejido medular una construcción de tipo esponjosa de bajo grado, esto es, con pocas lagunas de reabsorción de relativo tamaño, dispersas en un tejido remodelado de tipo haversiano. Cabe destacar la presencia de numerosas fracturas radiales que presentan muchos osteones secundarios, mostrando un cierto grado de alteración diagenética.

### Muestra 12

Esta sección corresponde a un corte transversal de costilla dorsal, en su sector distal. Presenta un perímetro subcircular, con algunas caras planas. A simple vista, se observa una región perimetral cortical y una gran área medular que abarca aproximadamente el 60% de la superficie.

El hueso es mayormente esponjoso, debido al amplio desarrollo medular. Sin embargo, la zona cortical se compone de tejido compacto, en gran parte remodelado, pero con gran cantidad de lagunas de reabsorción.





**Figura 105-** Muestra 12. Histología ósea de costilla dorsal, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido cortical primario y secundario, la flecha negra indica una probable LAG en la corteza más externa y la flecha blanca indica una probable LAG interna e interrumpida por remodelación secundaria (Escala 1 mm); **C**, tejido primario fibrolamelar con parche de remodelación secundaria, la flecha indica la LAG interno (4X); **D**, tejido primario fibrolamelar con baja remodelación secundaria, la flecha indica la LAG externa (4X); **E**, tejido cortical primario y

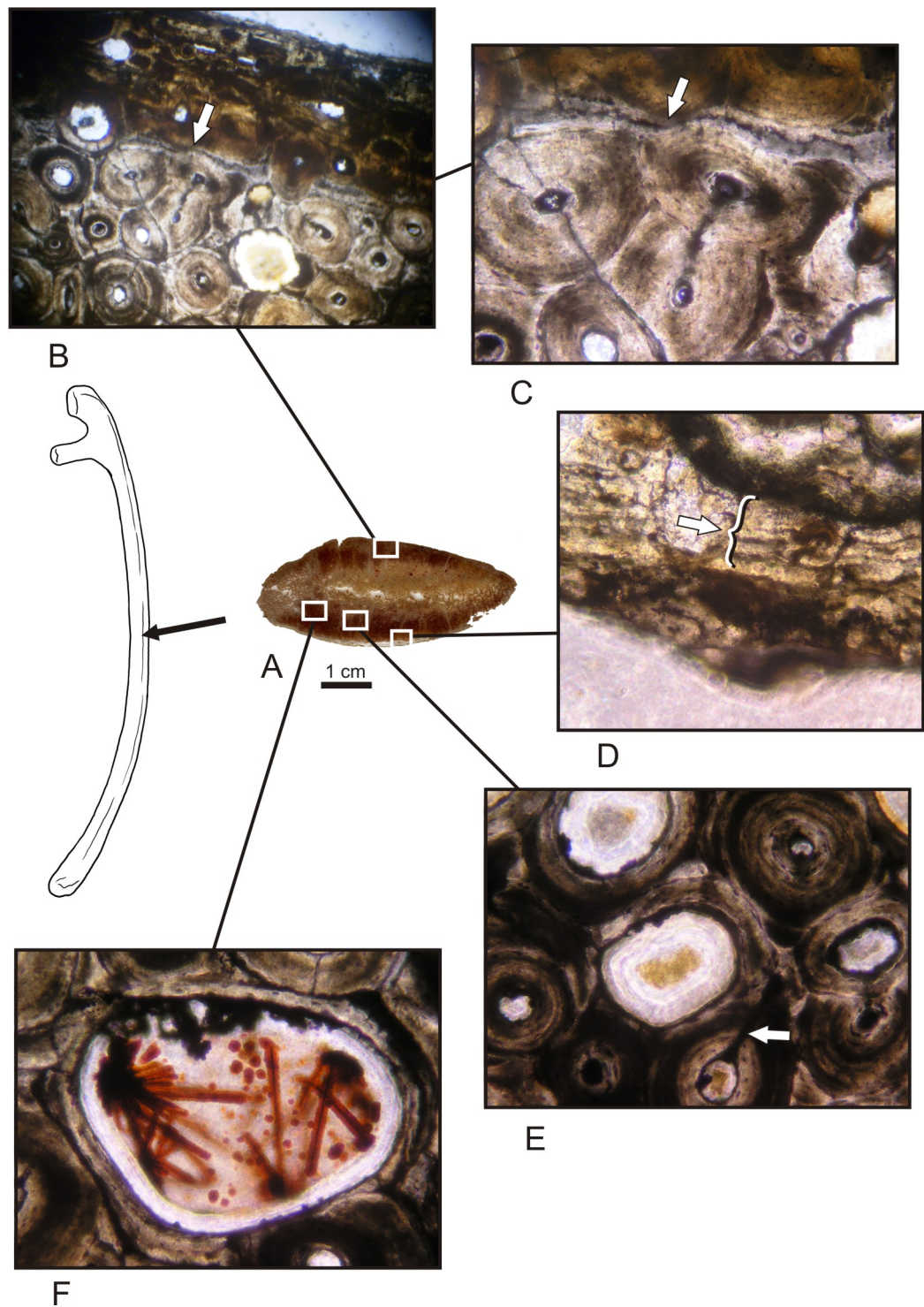
secundario, la flecha indica un canal de *Volkman* comunicando dos osteones primarios (10X); **F**, tejido cortical secundario, la flecha indica un canal de *Volkman* comunicando dos osteones secundarios(10X).

En dicha corteza hay una clara distinción entre el hueso primario altamente vascularizado, totalmente formado por pequeños canales longitudinales y el hueso secundario formado por osteones de *Havers*, con diferente grado de desarrollo y mayor tamaño. Estos osteones secundarios son claras estructuras concéntricas formadas por lamelas de hueso endosteal que muestran lagunas de osteocitos bien alineadas y con *canaliculi* bien ramificados. Son muy notables las diferencias histológicas observadas en la región cortical de acuerdo a su ubicación espacial en la muestra, lo que evidencia, una marcada disparidad en la tasa de remodelación ósea, de acuerdo a la forma externa del hueso. En este sentido, el sector cortical que se observa en la parte inferior de la muestra se encuentra prácticamente constituido por hueso secundario, mientras que la parte superior está compuesta por tejido primario y secundario. En esta última región cortical, en su parte más externa, se advierte la presencia de dos líneas de crecimiento detenido (LAGs) que encierran una zona compuesta por osteones primarios y secundarios alineados. Se reconocen canales radiales de *Volkman* entre pares de osteones primarios y secundarios.

La médula, por su parte, está formada por tejido esponjoso, con grandes cavidades tapizadas por tejido endosteal, muchas veces fracturado, y relleno en muchos casos por minerales. Las trabéculas están conformadas por tejido secundario.

### Muestra 13

Este corte transversal proviene del sector medio de una costilla dorsal. Macroscópicamente se advierte un tejido cortical bastante grueso y una médula central alargada en el sentido general de la sección de la costilla.



**Figura 106-** Muestra 13. Histología ósea de costilla dorsal, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido cortical secundario, la flecha indica una probable LAG la cual se interrumpe por la remodelación secundaria (4X); **C**, detalle del tejido secundario cortical y línea de crecimiento detenido, la flecha indica la LAG (10X); **D**, tejido primario lamelar en el sector subperiosteal, la flecha indica un probable *annulus* (10X); **E**, tejido secundario en la corteza profunda, la flecha indica un



canal de *Volkman* (10X); **F**, laguna de *Howship* en el tejido haversiano de la corteza profunda donde se advierte la presencia de cristales aciculares en forma radiada cubiertas por partículas ferruginosas (10X).

Mientras que el hueso cortical es un hueso compacto con alta remodelación, el hueso medular se presenta estructuralmente canceloso, con grandes espacios de reabsorción rellenos en muchos casos de minerales.

El tejido cortical se compone principalmente de tejido secundario, formado por osteones de *Havers* de diferentes generaciones, lo cual se evidencia por el solapamiento de dichas estructuras. Estos osteones, compuestos por lamelas de tejido endosteal centrípeto, muestran claras líneas cementantes delineando su perímetro. En general, estos osteones secundarios se orientan en sentido longitudinal, aunque se advierten algunos cúmulos de osteones de *Havers* oblicuos, los cuales presentan una sección alargada en corte transversal. Numerosos canales de *Volkman* se reconocen en toda la zona cortical. Mientras que en la corteza externa del sector superior de la muestra se reconoce una línea de crecimiento que posiblemente sea una LAG, en el sector inferior existe una capa subperiosteal muy fina, que se compone de un mal preservado tejido primario fibrolamelar, de coloración contrastante. En este último pueden advertirse unas líneas tenues, paralelas, que se reconocen como líneas de crecimiento, conformando lo que se conoce como un *annulus*. Inmersas en la zona perimedular, se observan algunas lagunas de *Howship*, dentro de las cuales se desarrollaron cristales aciculares que muestra una disposición radiada, cubiertas por partículas ferruginosas que le otorgan esa coloración rojiza. Estas estructuras recuerdan, de forma completamente análoga, a los “cuerpos ferruginosos” o “cuerpos de asbesto” que se observan en enfermedades pulmonares humanas como la asbestosis, en donde las fibras de asbesto aspiradas por el hombre alcanzan la periferia del pulmón y son rodeadas por macrófagos que favorecen la precipitación de proteínas y hierro endógeno con la fibra misma como núcleo (Warnock y Churg, 1980).

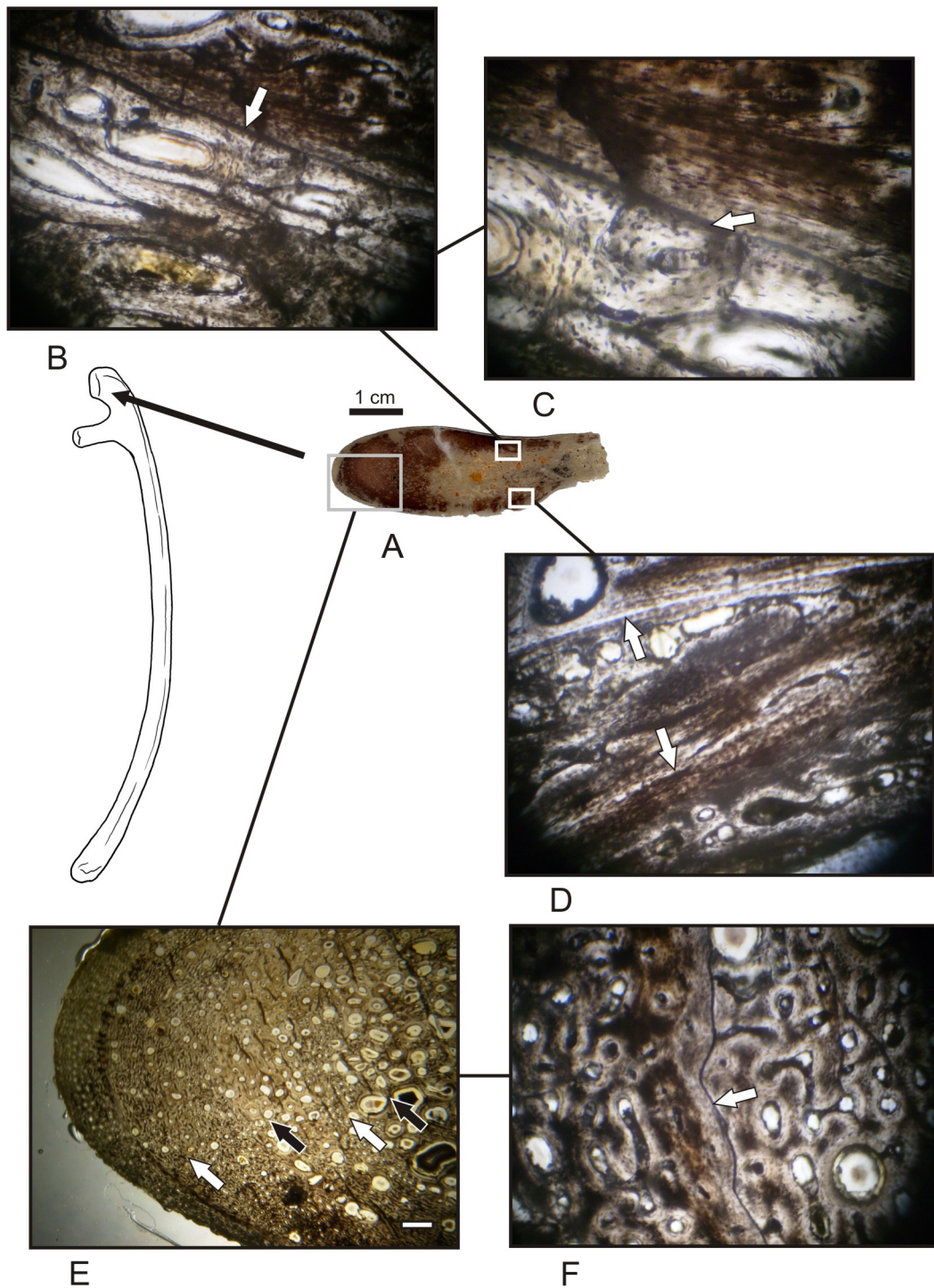
En la zona medular se advierte un importante tejido trabecular conformado por hueso secundario y amplios espacios de reabsorción, en muchos casos sin relleno alguno.

#### Muestra 14

Esta muestra corresponde a un corte transversal del sector proximal aislado de una costilla dorsal, hacia el margen que conforma el *tuberculum*. Se reconoce una zona cortical y una zona medular, ambas bien distintivas, las cuales presentan características histológicas bien definidas. El sector cortical está reducido en el sector medio de la muestra, y va engrosándose hacia el margen lateral preservado. Por su parte, el área medular es alargada, como se reconoció en la muestra 13, aunque menos extendida lateralmente.

En esta muestra se reconoce tanto tejido primario como secundario. En la corteza, puede observarse tejido primario fibrolamelar laminar, que por sectores se torna plexiforme. La corteza profunda muestra un alto grado de remodelación interna producto del desarrollo de numerosos canales de *Havers* y amplias lagunas de reabsorción. Las lagunas de osteocitos que se aprecian en el tejido primario y en el secundario presentan *canaliculi* bien definidos. Sobre todo en la zona cortical adelgazada, se advierten varias generaciones de osteones secundarios que al mismo tiempo muestran distintas orientaciones, como se advirtiera en la muestra precedente.

Desde la zona perimedular hacia el perímetro de la muestra se advierte cierta ciclicidad en el tejido cortical, alternando al menos un par de veces entre bandas de tejido secundario y tejido primario, aunque es difícil reconocer límites netos, sobre todo en el sector más profundo de la corteza. Sí, en cambio, está claro el límite entre la última banda de tejido secundario, formado por osteones de *Havers*, pero no de tejido haversiano denso, y el tejido fibrolamelar primario, que conforma el sector subperiosteal de la muestra. Este sector presenta dos zonas bien definidas separadas por una línea de crecimiento detenido (LAG).



**Figura 107-** Muestra 14. Histología ósea de costilla dorsal, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido cortical primario y secundario, la flecha indica una línea de reabsorción donde cambia drásticamente la composición del tejido a ambos lados (4X); **C**, detalle de la línea de reabsorción, la flecha indica el corte sobre un osteón secundario (10X); **D**, tejido primario fibrolamelar de la corteza externa, las flechas indican dos probables LAGs (4X); **E**, tejido cortical primario y secundario, las flechas indican las bandas alternadas de tejido primario (blancas) y tejido

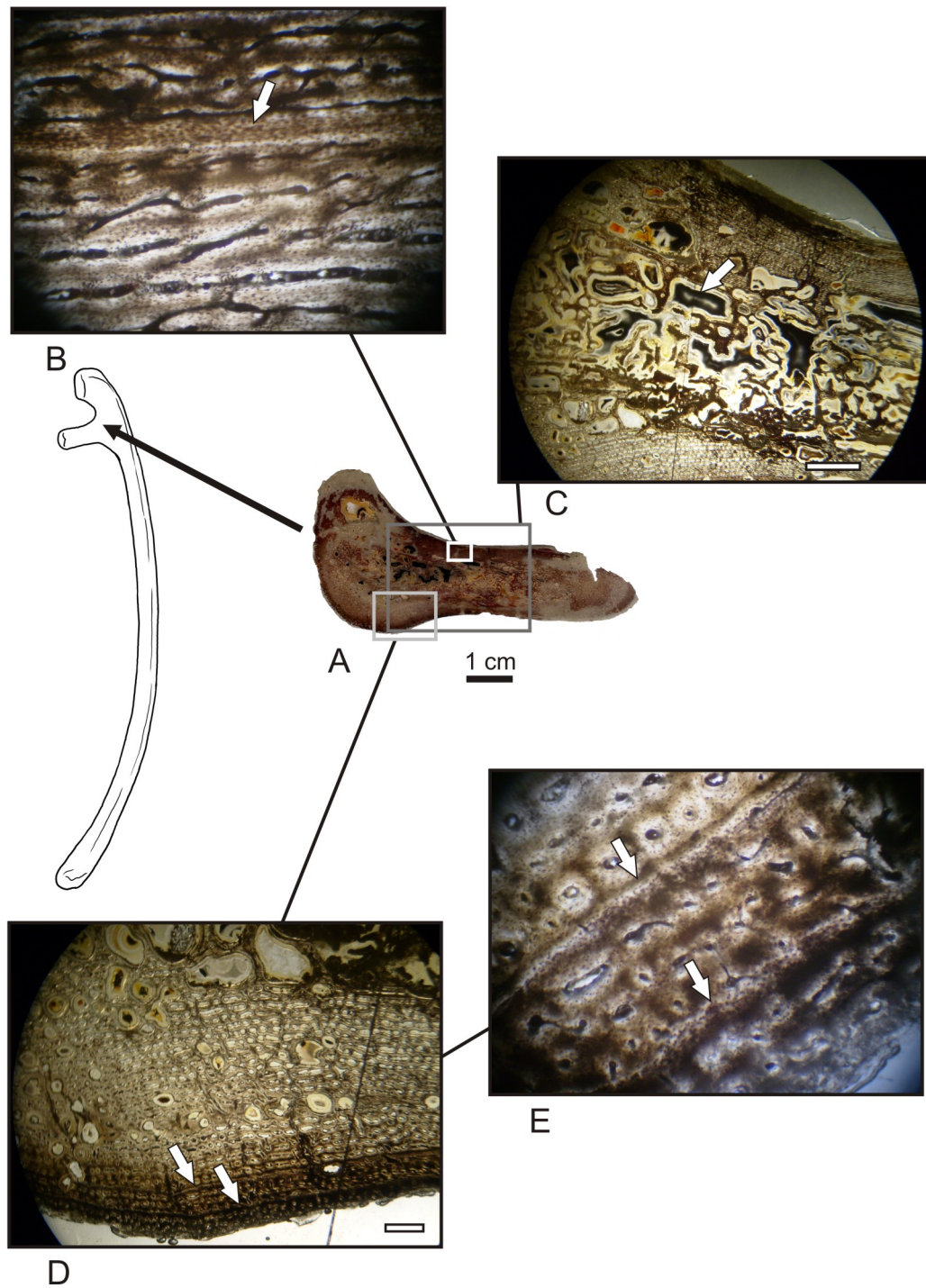
secundario (negras) (Escala 1 mm); F, tejido primario fibrolamelar plexiforme, la flecha indica una LAG (4X).

Si bien ambas zonas se componen de tejido fibrolamelar laminar, la zona más profunda presenta canales circulares, longitudinales y radiales (plexiforme), mientras que la zona por fuera de la LAG se compone de canales principalmente longitudinales y alineados. Hacia la zona media de la muestra, donde el sector cortical se va angostando, se observa una segunda línea de crecimiento que puede ser una segunda LAG. En el sector cortical más angosto, el tejido entre las LAGs (la zona) se encuentra formado por tejido lamelar. Cabe destacar la presencia de una línea de reabsorción, por debajo de la segunda LAG, en el sector medio de la muestra en su sector superior, nuevamente evidenciando procesos asimétricos en la remodelación de ciertos huesos con formas complejas.

En el caso de la médula, se reconocen amplias lagunas de *Howship* conformando un tejido esponjoso trabecular. Las trabéculas están compuestas por tejido secundario. Destaca la presencia de un importante espacio medular completamente relleno por minerales, que representaría una gran cavidad, hueca en vida, como reconocen Wilson y Sereno (1998) para todo el clado Titanosauriformes [aunque éste no sería el caso para *Argentinosaurus*, según la histología analizada por Salgado (2000)]. Esta cavidad es producto de la remodelación interna del hueso ya que se observa tejido endosteal tapizando algunos sectores de su perímetro, aunque éste se encuentra muy fracturado y alterado.

### Muestra 15

Esta sección delgada corresponde a un corte transversal del sector proximal del mismo segmento de costilla dorsal de la muestra previamente descrita, aunque por debajo de la bifurcación hacia el *capitulum* y *tuberculum*. En líneas generales se reconoce una sección en “L”, la cual presenta una región perimetral cortical y un sector interno medular fácilmente reconocible a ojo desnudo.



**Figura 108-** Muestra 15. Histología ósea de costilla dorsal, corte transversal. **A**, sección total de la muestra; **B**, tejido primario fibrolamelar laminar cortical, la flecha indica una línea de crecimiento detenido (LAG) y tejido pseudolamelar por encima (4X); **C**, vista general donde se advierte el tejido cortical y medular bien contrastantes (Escala 3 mm); **D**, tejido primario fibrolamelar de la corteza externa mostrando una clara alineación paralela, las flechas indican dos probables LAGs (Escala 1 mm); **E**, tejido primario fibrolamelar laminar, las flechas indican dos probables LAGs (4X).

El sector cortical se compone de hueso compacto primario del tipo fibrolamelar laminar, fundamentales en la zona perimetral. Existe un importante reemplazo secundario del tipo haversiano denso en la zona perimetral externa (izquierda), evidenciando nuevamente, diferencias en la tasa de remodelación entre mismas zonas corticales. Un gran número de estos osteones de *Havers* pierden sus contornos circulares debido al alto grado de empaquetamiento, aunque sus lamelas de tejido endosteal y la alineación de las lagunas de osteocitos se reconocen sin problemas. Por otra parte, la zona cortical en el sector medio de la muestra, evidencia un claro bandeo que se forma por ciclos de canales vasculares longitudinales de tamaños diferenciales (en la zonas corticales más profundas) y la presencia de hueso zonal y LAGs hacia la zona subperiosteal.

Las zonas entre las dos LAGs reconocidas están constituidas por hueso primario fibrolamelar laminar y reticular. En este tejido se advierten las lagunas de osteocitos alineadas y con *canaliculi* bien definidos al analizarlos con mayor detalle. Al recorrer la LAG más interna en la muestra, en unos pocos sectores, se advierte la presencia de una banda de tejido pseudolamelar (definida por la presencia de fibras paralelas altamente compactadas, pero que no forma verdaderas lamelas) la cual se apoya externamente.

La región medular, por su parte, presenta una estructura típicamente cancelosa con grandes espacios de reabsorción, en muchos casos con inclusiones minerales. Asimismo, este hueso trabecular se compone de tejido lamelar endosteal.

### **Histovariabilidad**

Luego de realizada la caracterización histológica de *Bonitasaura salgadoi*, basada en las muestras previamente descriptas, procedentes de diferentes sectores de su esqueleto, es oportuno discutir sobre la histovariabilidad representada. Aquí, la histovariabilidad se traduce en las diferencias histológicas observadas en



diferentes elementos del espécimen, e inclusive dentro de un mismo elemento analizado.

En este sentido, los elementos apendiculares del estilopodio (*i.e.* fémur y húmero) se caracterizan por presentar una corteza amplia conformada fundamentalmente por tejido primario del tipo fibrolamelar, altamente vascularizado, producto de una alta tasa de deposición ósea (Amprino, 1947; Chinsamy, 1993; Curry Rogers, 1999; entre otros). En este tejido, netamente primario, sólo se advierte la presencia de una discontinuidad en el crecimiento que respondería a una línea de crecimiento detenido (LAG), y lo que posiblemente sea un *annulus* de tejido lamelar en la región subperiosteal preservada del fémur. Si bien el abundante tejido primario fibrolamelar cortical evidencia a las claras que estos elementos se encontraban en pleno crecimiento al momento de la muerte del espécimen, la presencia de las discontinuidades observadas sugiere ciertos cambios en la tasa de crecimiento.

Por su parte, los elementos apendiculares del zeugopodio y autopodio analizados (*i.e.* ulna y metacarpiano) y la zigapófisis vertebral comparten cierta semejanza histológica. En ambos elementos se reconoce una alta remodelación interna justificada por la presencia de tejido secundario del tipo haversiano, el cual por sectores se encuentra mostrando varias generaciones, y que conforma prácticamente toda la región cortical. Sólo en pequeños intersticios de la corteza, como también en la región subperiosteal, se advierte tejido primario del tipo fibrolamelar con discontinuidades en el crecimiento a modo de LAG o *annuli*. En estos elementos también se reconocen numerosos sectores que presentan cúmulos de fibras de *Sharpey* empaquetadas en sectores de la corteza más externa. La presencia de fibras de *Sharpey* se asocia a regiones de inserción de tejido blando como músculos, tendones, ligamentos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990), por lo cual su presencia en estos elementos no es llamativa. Cabe destacar la variación histológica observada en la probable patología de la zigapófisis vertebral, donde se reconoce un desarrollo diferencial de tejido primario con respecto al resto de la muestra.

En el caso de los elementos costales de la región cervical, estos presentan fundamentalmente un tejido altamente remodelado conformado por tejido secundario pero sin formar un tejido haversiano denso; de hecho, en varios sectores de la región cortical más externa, se advierten restos de una matriz primaria fibrosa. No se observan discontinuidades en estas muestras. La presencia de tejido primario netamente fibroso y la ausencia de un tejido periosteal sugieren que las muestras analizadas son producto de la osificación metaplásica, actuando los fibroblastos como células osteogeneradoras. Estos resultados concuerdan con los publicados por Cerda (2009) sobre la histología de una varilla ósea (muy probablemente un extremo distal de costilla cervical de saurópodo) procedente del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro.

Llamativamente, la muestra procedente del arco hemal no se asemeja a ninguna otra muestra analizada. En primer lugar se advierte una marcada asimetría en su construcción interna conformando una región medular que se desarrolla sobre el margen medial (superior en la figura) y una corteza amplia hacia el sector lateral. Se observa un gran desarrollo de tejido primario del tipo fibrolamelar que se interrumpe por una discontinuidad (LAG) y que posteriormente es reemplazada por una banda de osteones secundarios. En la corteza más profunda, el límite entre los tejidos primario y secundario es brusco y no gradual, como se evidenciaba en las muestras procedentes de los elementos del estilopodio.

Por último, las muestras provenientes de distintas zonas de las costillas dorsales muestran semejanzas y diferencias entre sí, evidenciando la importante variabilidad histológica existente dentro de un mismo elemento óseo, en general aquellos con morfologías complejas. En tal sentido, se advierte la presencia de tejido primario fibrolamelar exhibiendo cierto bandeo producido por el tamaño diferencial de los canales vasculares longitudinales alineados, y acompañado por al menos dos líneas de discontinuidad en el crecimiento (LAG). Por otro lado, es notable el desarrollo de tejido haversiano formando manchones en ciertas zonas de la corteza, mostrando muchas veces agrupaciones de osteones de *Havers* alargados como producto de su orientación oblicua. Asimismo, la presencia de una línea de



reabsorción en los sectores proximales de las costillas dorsales evidencia el proceso de modelación ósea diferencial en estos elementos.

### ***Estadio ontogenético y tamaño corporal***

Numerosos autores han utilizado la información osteohistológica para caracterizar diferentes etapas o estadios ontogenéticos reconocidos en amplios muestreos de especies de dinosaurios. Aquí se hará una breve referencia a algunos de ellos como marco teórico para las inferencias que se desarrollarán posteriormente. A grandes rasgos, todos los análisis reconocen en el desarrollo desde los estadios tempranos hasta el crecimiento completo del individuo, tejidos histológicos que caracterizan fundamentalmente la región cortical. En las primeras etapas el tejido cortical presenta una composición fundamentalmente primaria del tipo fibrolamelar sin ningún tipo de discontinuidades. Posteriormente, el hueso sufre diferentes etapas de remodelación interna con desarrollo de tejido secundario, y con cambios en su tasa de crecimiento, representados por la presencia de discontinuidades. Finalmente, el reconocimiento de un tejido acrecional avascular externo que representa el cese de crecimiento.

Horner *et al.* (2000) describieron numerosas muestras de diferentes partes de esqueletos referidos al hadrosáurido *Maiaasaura*. Luego de analizar cortes procedentes del esqueleto axial y fundamentalmente apendicular, estos autores reconocieron seis estadios de crecimiento que partían de una condición de recién nacidos (en etapas tempranas y tardías), juveniles (en etapas tempranas y tardías), subadultos y adultos.

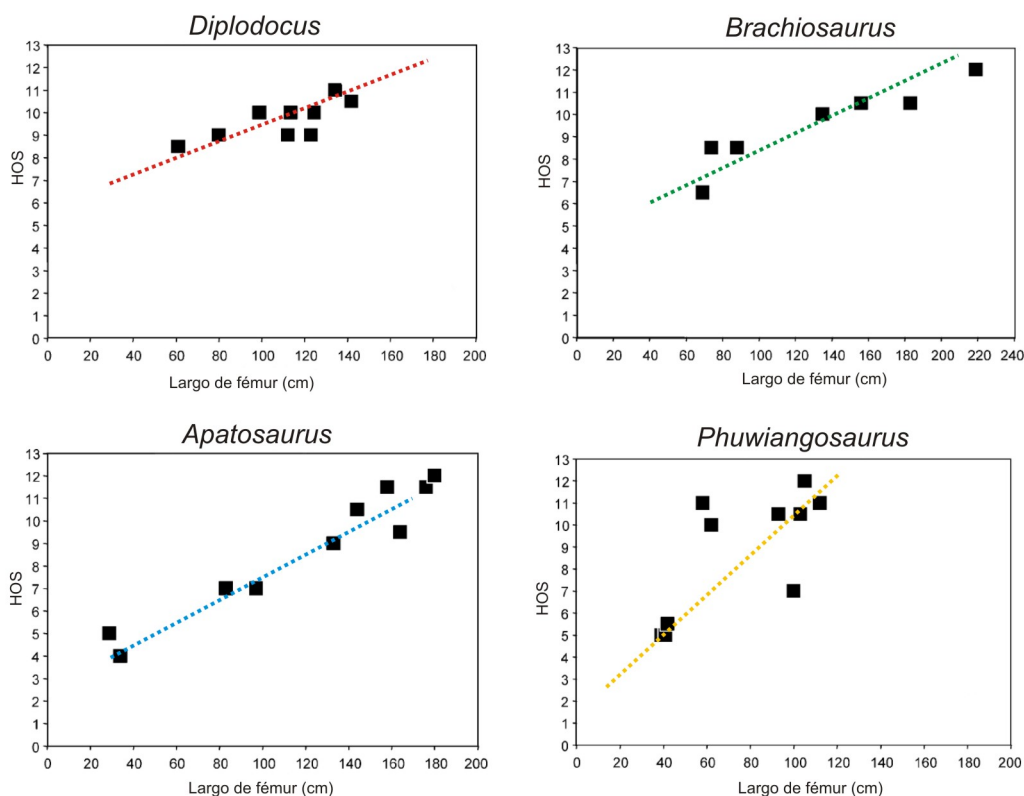
Otro caso de estudio fue el realizado en el ceratopsio *Psittacosaurus* por Erickson y Tumanova (2000) en donde reconocieron siete diferentes estadios, nominados de la A a la G, desde etapas juveniles a completamente adultas, basándose en la histología de elementos apendiculares. Con dicha caracterización, estos autores realizaron una curva de crecimiento utilizando un método cuantitativo que llamaron *Developmental Mass Extrapolation* (DMA) y con el cual infirieron la masa corporal para cada estadio.

Para el caso de los saurópodos, Curry Rogers (1999) analizó una serie ontogenética del diplodócido *Apatosaurus*, en base a muestras obtenidas de varias escápulas, radios y ulnas. Esta autora asignó cuatro estadios ontogenéticos al conjunto de las muestras analizadas, reconociendo una etapa juvenil temprana, una etapa juvenil tardía, una subadulta y una adulta la cual había cesado su crecimiento. En la misma línea, Sander (2000) reconoció cuatro posibles etapas ontogenéticas en las muestras provenientes de los dinosaurios saurópodos del Jurásico Superior de Tanzania (*Brachiosaurus*, “*Barosaurus*”, *Dicraeosaurus* y *Janenschia*), aunque difiere con Curry Rogers (1999) en su nomenclatura y en el reconocimiento de los estadios más tardíos, los cuales no serían estrictamente equivalentes.

Recientemente, Klein y Sander (2008) analizaron un muestreo bastante significativo (185 muestras, de las cuales 167 provienen de huesos largos apendiculares) de doce saurópodos y reconocieron trece estadios ontogenéticos (denominados *Histologic Ontogenetic Stages* - HOS) en base a la combinación de siete tipos de tejidos característicos registrados en el sector cortical de fémures y húmeros. Estos siete tipos de tejidos reconocidos (Tipo A-G) se basan fundamentalmente en los cambios observados en el tejido primario fibrolamelar (el cual incluye la organización del sistema vascular, grado de vascularización, presencia de discontinuidades y presencia y grado de desarrollo de los osteones primarios), así como en la intensidad de remodelación interna reflejada en el número y densidad de osteones secundarios (Klein y Sander, 2008). Este último trabajo es un buen marco comparativo y ha comenzado a ser utilizado para caracterizaciones ontogenéticas en otras especies de saurópodos titanosaurios basándose en la información histológica [e.g. *Phuwiangosaurus* (Klein et al., 2009), *Alamosaurus* (Woodward y Lehman, 2009), *Magyarosaurus* (Stein et al., 2010)]. Es entonces, que los cortes analizados de fémur y húmero en *Bonitasaura salgadoi*, permiten su asignación, al menos tentativa, a un HOS determinado.

En este sentido, el amplio desarrollo y alta vascularización del tejido primario fibrolamelar laminar, con un muy bajo grado de remodelación interna, evidenciada por la presencia de osteones secundarios esparcidos en la corteza

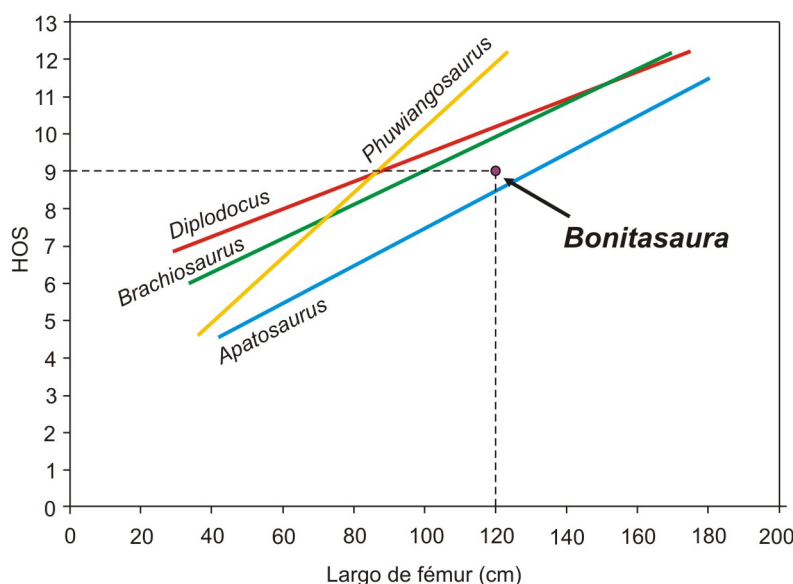
profunda y la presencia de al menos una discontinuidad en la corteza más externa, permite ajustar su asignación a un HOS 9. Los estadios ontogenéticos (HOS) han mostrado una buena correspondencia con el tamaño corporal (Sander, 2000; Klein y Sander, 2008; Klein *et al.*, 2009), lo que ha permitido la construcción de curvas de crecimiento con ciertos grados de ajuste según el taxón analizado.



**Figura 109-** Curvas de crecimiento de diferentes saurópodos mostrando la estrecha correlación entre el estadio ontogenético histológico (HOS) y el largo de fémur (Modificado de Klein y Sander 2008).

Al conocerse las dimensiones del fémur de *Bonitasaura*, y su posible etapa ontogenética (HOS) según lo discutido previamente, podemos realizar comparaciones directas con las curvas de crecimiento conocidas para otros saurópodos. Esto se realiza con suma cautela ya que desconocemos las proporciones en diferentes estadios ontogenéticos de la especie, y por ende su curva de crecimiento ajustada. Sin embargo, la correlación observada en otros saurópodos siempre es positiva, mostrando diferencias generalmente en sus

pendientes, inclusive en aquellas especies que muestran un desarrollo heterocrónico en su crecimiento como *Magyarosaurus* (Stein *et al.*, 2010).



**Figura 110-** Curvas de crecimiento de diferentes saurópodos relacionando el estadio ontogenético histológico (HOS) con el largo de fémur, y la ubicación de *Bonitasaura*.

Cabe reconocer entonces que, en base a su histología (la que además se sustenta en otras evidencias osteológicas previamente consideradas en el Capítulo V, como los huesos frontales sin fusionar y el cierre neurocentral incompleto en varios sectores esqueléticos), el espécimen aquí estudiado se encontraba en etapas de constante e importante crecimiento al momento de su muerte, por lo que su tamaño corporal no representa de ningún modo el tamaño máximo que habría alcanzado la especie.

Al desconocerse la pendiente de crecimiento por falta de series ontogenéticas no se puede asignar un valor exacto de longitud femoral para un *Bonitasaura* adulto. De hipotetizarse un tamaño estimativo de fémur basándose en el promedio de pendientes observadas en otros saurópodos, éste se encontraría cercano a 1,90 metros aproximadamente. Esto no resulta tan llamativo en el contexto de las relaciones filogenéticas analizadas en el Capítulo VI, ya que los dos titanosaurios más cercanamente emparentados con *Bonitasaura* son

*Futalognkosaurus dukei* (Calvo *et al.*, 2007) y *Mendozasaurus neguyelap* (González Riga, 2003), ambos de gran tamaño (fémures estimados en 2 metros de longitud aproximadamente). Debe destacarse, sin embargo, que tampoco se conocen las curvas de crecimiento para estas especies, las cuales serían fundamentales para darle un mayor soporte a la hipótesis aquí planteada.

## CAPÍTULO IX

# EVOLUCIÓN DE LOS TITANOSAURIOS EN EL INTERVALO TURONIANO-CAMPANIANO BAJO

---

Analizar la evolución de los titanosaurios de Argentina durante el Turoniano-Campaniano bajo es particularmente importante por diversas razones. En primer lugar, los titanosaurios, al ser los últimos saurópodos que quedaron tras la extinción de los diplodocoideos acaecida hacia finales del Cenomaniano (Salgado, 2000, 2001), representan los únicos gigaherbívoros (mayores a las 10 toneladas de peso) de los continentes australes. Aunque los titanosaurios vivieron acompañados de diversos ornitisquios herbívoros de tamaño mediano y pequeño del grupo de los iguanodontes, no fue sino hasta el Campaniano-Maastrichtiano, que ornitisquios de más de una tonelada (megaherbívoros) ingresarían a través del contacto con las masas continentales de Laurasia.

Así, los titanosaurios registrados entre el Turoniano e inicios del Campaniano son únicos no solo en cuanto a su importancia ecosistémica sino por haber vivido en los últimos momentos antes del intercambio faunístico con América del Norte.

En segundo lugar, los restos dejados por estos dinosaurios saurópodos nos presentan una importante diversidad morfológica, que involucra especies de una a varias decenas de metros de longitud, distintas formas de cráneo, mandíbulas,

denticiones, postura y grado de acorazamiento, resultado quizá de una importante diversificación ecológica.

Por último, y no por menos importante, su trascendencia en cuanto al registro fósil a nivel mundial, ya que los titanosaurios de Argentina del intervalo Turoniano-Campaniano constituyen el único registro de saurópodos de esa época para todo el mundo.

Es entonces, dentro de este marco, que los restos de *Bonitasaura salgadoi*, provistos de materiales tanto craneanos como postcraneanos analizados en detalle en este trabajo, cobran mayor relevancia y aportan información novedosa al conocimiento que poseemos de los titanosaurios de este lapso temporal.

La gran mayoría de formas del Turoniano-Campaniano bajo proceden de la Cuenca Neuquina, la cual involucra fundamentalmente a las provincias de Neuquén, Mendoza y Río Negro, y en la cual se ha ajustado con mayor detalle su estratigrafía y contenido faunístico (Leanza *et al.*, 2004). Las principales unidades litoestratigráficas en este lapso temporal son la Fm Portezuelo y la Fm Plottier, pertenecientes al subgrupo Río Neuquén y la Fm Bajo de la Carpa y la Fm Anacleto, pertenecientes al subgrupo Río Colorado. En cambio, las formas registradas en sedimentos correlacionables de otras cuencas, como la de San Jorge (*i.e.* *Epachthosaurus* y *Argyrosaurus*), en la Fm Bajo Barreal, no poseen aún un marco estratigráfico ajustado, por lo que no se incluirán en detalle en la siguiente discusión.

### **Los titanosaurios del Turoniano-Campaniano bajo de Cuenca Neuquina**

Numerosos autores han analizado de manera amplia la evolución de las faunas de dinosaurios a lo largo del período Cretácico (Bonaparte, 1991; Novas, 1997; Bonaparte, 1998; Apesteguía, 2002; Leanza *et al.*, 2004). Sin embargo, por las razones antes mencionadas, sólo se analizará aquí a las formas de titanosaurios que dejaron sus restos en el lapso Turoniano-Campaniano bajo en rocas de la Cuenca Neuquina. Este lapso temporal estaría parcialmente representado en el “*Cenomanian-Santonian interval*” de Novas (1997), la “Edad Vertebrado

Neuqueniense” y el “*Turonian-Coniacian Assemblage*” de Bonaparte (1991) y (1998) respectivamente, y en los dominios “*South American (Late Cenomanian-Coniacian)*” y “*Grater Gondwanan (Santonian-Early Campanian)*” de Apesteguía (2002). En cambio, en el esquema propuesto por Leanza *et al.* (2004) estaría totalmente representado en las asociaciones de tetrápodos “*Neuquenian (Turonian-Coniacian)*” y “*Coloradoan (Santonian-Early Campanian)*”. Siguiendo este último esquema, se optó por analizar en primer lugar a los titanosaurios del intervalo Turoniano-Coniaciano y, posteriormente, a los del Santoniano-Campaniano, buscando reconocer afinidades y diferencias entre las faunas de ambos momentos.

#### *Titanosaurios del Turoniano-Coniaciano*

Hasta hace muy pocos años, el registro fósil de saurópodos de esta edad era muy escaso; apenas eran conocidos varios elementos referidos a cf. *Antarctosaurus giganteus* (en los que se incluyen dos grandes fémures de 230 cm expuestos en el Museo de La Plata), posiblemente provenientes de sedimentos de la Fm Plottier a unos 22 Km al oeste de la ciudad de Neuquén (Bonaparte y Gasparini, 1978; Leanza *et al.*, 2004; Apesteguía, 2007a, pág. 91), y varias vértebras caudales anfipláticas (Salgado y Calvo, 1993) asignadas a la Fm. Portezuelo (Apesteguía, 2007a). En los últimos seis años, se ha incrementado notablemente el conocimiento sobre los saurópodos de ese intervalo en sedimentos de la Fm Portezuelo, mediante el esfuerzo de diferentes grupos de investigación en el centro y norte de la provincia de Neuquén y el sur de Mendoza, reconociéndose cinco nuevas especies: *Rinconsaurus caudamirus*, *Futalognkosaurus dukei* y *Muyelensaurus pecheni* en Neuquén, y *Mendozasaurus neguyelap* y *Malarguesaurus florenciae* en Mendoza.

#### - *Rinconsaurus caudamirus* Calvo y Gonzalez Riga 2003

Este titanosaurio proviene de sedimentos del Subgrupo Río Neuquén, posiblemente de la Formación Portezuelo, en las cercanías de la localidad de Rincón de los Sauces. Destacada por la particular variabilidad de los centros vertebrales de la región caudal media, que incluye centrosprocélicos, opistocélicos,



biconvexos y anficélicos, los materiales preservados incluyen elementos de al menos tres individuos de diferente tamaño. El holotipo de la especie incluye 13 vértebras caudales medias articuladas y ambos iliones. El paratipo lo conforman materiales craneanos y postcraneanos, reconociéndose un prefrontal derecho, una porción posterior mandibular, 2 dientes aislados, vértebras cervicales, vértebras dorsales, vértebras caudales, arcos hemales, escápula y coracoides, placas esternales, un húmero, varios metacarpianos, isquiones, ilion, pubis, 2 fémures y varios metatarsianos.

- *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga y Kellner 2007

De rocas provenientes de la Formación Portezuelo, sobre la costa norte del Lago Los Barreales, a 90 km al noroeste de la ciudad de Neuquén, proviene este gigantesco saurópodo. Con alrededor de 32 metros de longitud, representa el más completo titanosaurio registrado de estas proporciones (Calvo *et al.*, 2007b, c). El holotipo está compuesto por 14 vértebras cervicales, 10 vértebras dorsales, varias costillas, la región sacra completa, ambos iliones, pubis e isquion derechos, y una vértebra caudal anterior.

- *Muyelensaurus pecheni* Calvo, González Riga y Porfiri 2007

Los materiales de *Muyelensaurus pecheni* fueron hallados en los mismos niveles estratigráficos y a unos 8 km del yacimiento de *Rinconsaurus*, en cercanías de Rincón de los Sauces (Calvo *et al.*, 2007a). Este titanosaurio de tamaño moderado y elementos apendiculares bastante esbeltos incluye, entre el holotipo y el paratipo, al menos cinco especímenes, uno de ellos de menor tamaño. El holotipo incluye materiales craneanos del techo y basicráneo fundamentalmente. En el paratipo se incluye un fragmento de premaxilar, vértebras cervicales, vértebras dorsales, vértebras sacras, vértebras caudales, escápulas, placa esternal, húmeros, ulnas, radios, metacarpianos, isquiones, iliones, pubis, fémures, tibias, fíbulas, astrágalo, metatarsianos y falanges.

- *Mendozasaurus neguyelap* Gonzalez Riga 2003

Este titanosaurio fue descrito por González Riga (2003) sobre la base de restos provenientes de sedimentos del Subgrupo Río Neuquén, en la localidad Arroyo Seco, Cerro Guillermo, del departamento de Malargüe. Los materiales pertenecientes a por lo menos tres individuos de diferente tamaño, en los que se incluye un espécimen de proporciones semejantes a *Futalognkosaurus*, proceden básicamente del postcráneo y en los que destacan las proporciones en alto y ancho de las vértebras cervicales, prefigurando un cuello grueso y robusto. El holotipo de la especie está compuesto por una serie de 22 vértebras caudales y 2 arcos hemales, en tanto el paratipo se compone de vértebras dorsales, una placa esternal, humeros, radio y ulna, metacarpianos, fragmento de púbis, fémur y tibias, fíbula, metatarsianos, falanges ungueales y osteodermos.

- *Malarguesaurus florenciae* Gonzalez Riga, Previtera y Pirrone 2009

Este saurópodo fué publicado recientemente en base a unos pocos restos postcraneanos hallados en Quebrada Norte, en la base petrolera Paso de las Bardas (Departamento de Malargüe). El material tipo de la especie se encuentra representado por algunas vértebras caudales del sector anterior, medio y posterior, arcos hemales, fragmentos de costillas dorsales, fragmentos de húmero y fémur. En tanto, se refieren a la misma especie dos caudales distales y una fíbula incompleta hallados en una localidad cercana a la del material tipo.

*Titanosaurios del Santoniano-Campaniano bajo*

Los saurópodos de este intervalo presentan un registro muy diferente al del intervalo previamente analizado. De hecho, de sedimentos de la Fm Anacleto (Campaniano bajo) procede una de las primeras especies de dinosaurio saurópodo descrito para nuestro país: *Neuquensaurus* (= "*Titanosaurus*") *australis* (Lydekker, 1893). Las misiones de exploración de principios del siglo XX lideradas por el Museo de La Plata y el entonces "Museo Nacional de Buenos Aires", dieron como resultado la descripción de los titanosaurios *Antarctosaurus wichmannianus* y *Laplatasaurus*

*araukanicus* (Huene, 1929), procedentes también de la Fm Anacleto (Leanza *et al.*, 2004) en diferentes localidades del norte patagónico. Por más de 60 años, no volvieron a publicarse nuevos materiales de titanosaurios del Santoniano-Campaniano bajo, hasta la publicación de *Pellegrinisaurus powelli* en 1996 (Salgado, 1996). En los últimos años se reconocieron tres nuevas especies de titanosaurios para ese intervalo: *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía 2004, *Pitekunsaurus macayai* Filippi y Garrido 2008 y *Barrosasaurus casamiquelai* Salgado y Coria 2009. Con excepción de *Bonitasaura salgadoi* que procede de la Fm Bajo de la Carpa (Santoniano), el resto de las formas proviene de la Fm Anacleto (Campaniano bajo), aunque existe cierta discordia con la ajustada procedencia estratigráfica de *Antarctosaurus*, y la de los materiales referidos a *Laplatasaurus*.

- *Neuquensaurus australis* (Lydekker, 1893)

Los restos de este titanosaurio provienen de las cercanías de la ciudad de Neuquén en la provincia homónima y de Cinco Saltos, provincia de Río Negro. Si bien el material tipo consta sólo de 6 vértebras caudales anteriores, se cuenta con gran cantidad de elementos del esqueleto postcraneano de este titanosaurio. Los materiales descritos por Lydekker (1893) y Huene (1929) permitieron realizar una buena caracterización de la especie, fundamentalmente en base a su esqueleto apendicular y ciertos sectores del esqueleto axial, en especial la región caudal. La anatomía del sector dorsal y sacro, en cambio, sólo pudo conocerse en detalle con el hallazgo de un nuevo espécimen de la localidad de Cinco Saltos, publicado por Salgado *et al.* (2005a).

- *Pellegrinisaurus powelli* Salgado 1996

Los restos de esta especie provienen de la margen sur del lago Pellegrini, en el noroeste de la provincia de Río Negro. El material tipo consiste en 4 centros dorsales, más de 20 vértebras caudales articuladas, y un fémur incompleto. Este titanosaurio de tamaño mediano a grande (aproximadamente 20 metros de largo) presenta, como principales características, una marcada depresión en sus centros

vertebrales dorsales y caudales, y espinas neurales de las vertebrae caudales medias y posteriores bajas y extendidas anteroposteriormente.

- *Pitekunsaurus macayai* Filippi y Garrido 2008

Este titanosaurio proviene de Aguada Grande, un sitio a pocos kilómetros de la ciudad de Rincón de Los Sauces, en el norte de la provincia de Neuquén. El material tipo de la especie incluye algunos restos craneanos (basicráneo, frontal y un diente aislado) y restos postcraneanos fundamentalmente axiales, de un individuo de mediano tamaño. Los autores de la especie han reconocido caracteres autapomórficos fundamentalmente en el basicráneo y en el complejo laminar de los restos cervicales y dorsales.

- *Barrosasaurus casamiquelai* Salgado y Coria 2009

Esta especie fue recientemente descripta en base a restos provenientes de la Sierra Barrosa, a aproximadamente 50 km al oeste de la ciudad de Neuquén. El material tipo de este nuevo titanosaurio, de tamaño mediano, incluye 3 vértebras dorsales, una anterior y dos posteriores, las cuales evidenciaban una muy buena preservación y posibilitaron analizar en detalle el complejo laminar de sus arcos neurales.

- *Laplatasaurus araukanicus* Huene 1929

Los restos esqueléticos atribuidos originalmente a esta especie, proceden de diferentes localidades del norte patagónico. Posiblemente, los materiales fueron recolectados de cinco localidades distintas (Bonaparte y Gasparini, 1978), de la provincia de Neuquén y Río Negro, siendo la gran mayoría de Cinco Saltos y Rancho de Ávila, aunque en gran medida se desconoce la precisa procedencia estratigráfica de los mismos. El material incluye numerosos elementos del postcráneo de varios especímenes, en diferente estado de preservación. Debido a que la totalidad de los restos fueron hallados por personas distintas de quien los publicó (Huene), se desconoce el grado de asociación de los elementos y es difícil aseverar que la

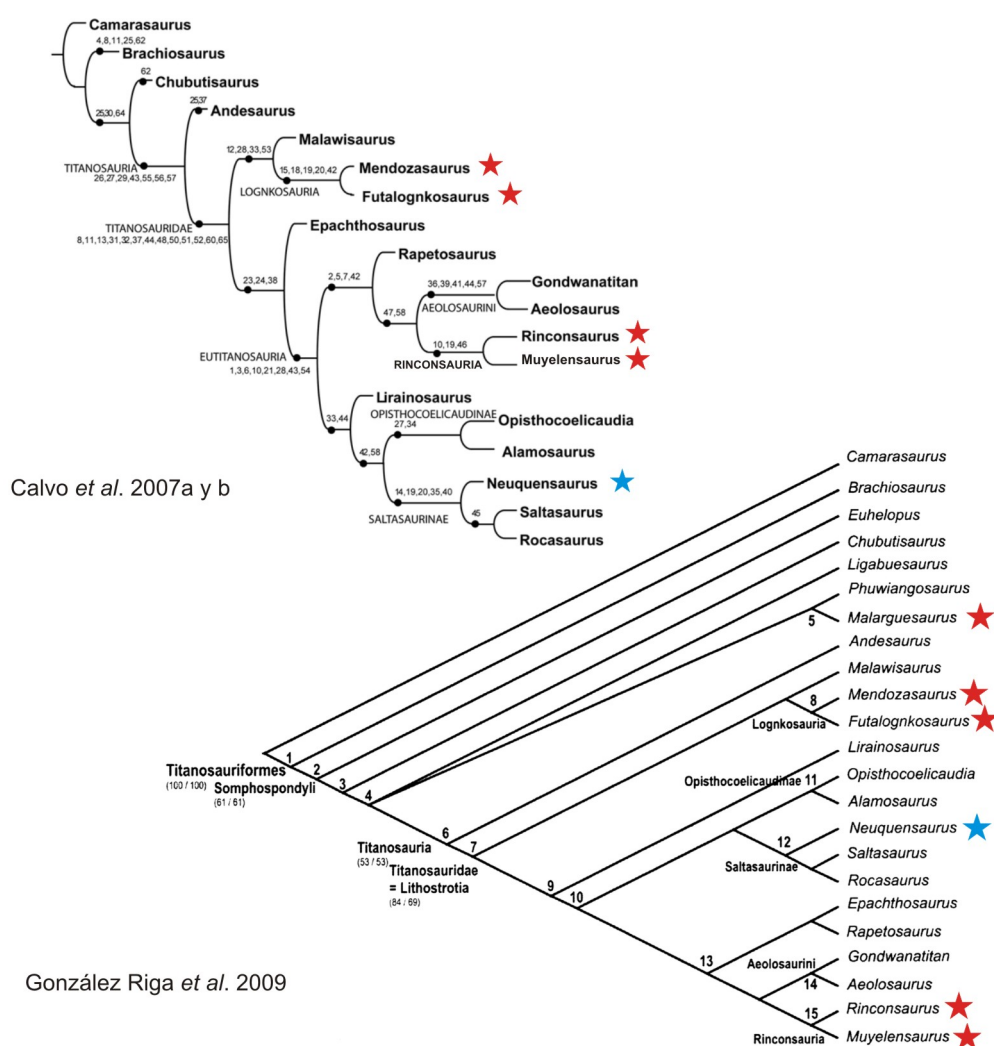
totalidad de los elementos asignados a esa especie pertenezcan, efectivamente, a la misma. Bonaparte y Gasparini (1978) han asignado a esta especie una tibia derecha (MLP CS 1128) y una fíbula derecha (MLP CS 1127) de un mismo individuo, procedentes de una de las localidades (Cinco Saltos, Río Negro), como lectotipo de la especie, ya que Huene (1929) no había asignado como material tipo ningún elemento. Este taxón se caracteriza por presentar elementos apendiculares gráciles, característica que lo diferenciaría de otros titanosaurios. Además, la fíbula presenta un trocánter lateral conformado por dos protuberancias independientes y alineadas, carácter no registrado en otro titanosaurio.

- *Antarctosaurus wichmannianus* Huene 1929

Los restos de esta especie incluyen materiales craneanos y postcraneanos en asociación (Wichmann, 1916), posiblemente de sedimentos de la Fm Anacleto (aunque podrían ser más modernos; Garrido, com. pers.), hallados en el Área Natural Protegida Paso Córdova, en las cercanías de General Roca, Río Negro. El material tipo incluye la región posterior del cráneo con parte del techo craneano y basicráneo, huesos mandibulares con piezas dentarias *in situ*, y un gran número de elementos postcraneanos fundamentalmente provenientes de las cinturas y miembros. Huene (1929, pág. 3) menciona la existencia de varios elementos vertebrales en el hallazgo original, aunque sólo un resto vertebral se preserva en las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Como ya se ha mencionado en esta tesis, este titanosaurio se caracteriza por la presencia de una mandíbula cuadrangular con un ángulo recto bien marcado entre el margen anterior que porta la mayoría de los dientes, y el margen lateral. Esta característica, hasta hace muy pocos años “inusual” para un titanosaurio, ha sido el foco de mayor controversia sobre sus afinidades filogenéticas, generando inclusive la sospecha de hallarse ante una quimera, que mezclaba diferentes taxa entre los materiales referidos a la especie.

## Filogenia y estatus sistemático de los titanosaurios del Turoniano-Campaniano bajo

Las relaciones filogenéticas de algunas de las especies anteriormente mencionadas se han reconocido mediante análisis cladísticos realizados junto con sus descripciones originales. Otras, en cambio, al no haber sido incluidas en ningún análisis, siguen manteniendo una posición incierta dentro del clado.



**Figura 111-** Cladogramas que muestran las hipótesis filogenéticas de los titanosaurios del Turoniano-Coniaciano (rojo) y del Santoniano-Campaniano bajo (azul). Tomado de Calvo *et al.* (2007a, b) y González Riga *et al.* (2009).

Los taxa del Turoniano-Coniaciano recientemente publicados por Calvo *et al.* (2007a, b) y González Riga *et al.* (2009), fueron incluidos por esos autores en los respectivos análisis cladísticos del grupo, mostrando topologías muy similares, en parte resultado de cierta similitud en sus bases de datos.

En el contexto de estos autores, *Rinconsaurus* ha sido reconocido como un titanosáurido derivado, ligado al género *Muyelensaurus* con el cual conforma el clado Rinconsauria (Calvo *et al.* 2007a). Este clado estaría emparentado con los Aeolosaurini (*Aeolosaurus* + *Gondwanatitan*). *Futalognkosaurus*, en cambio, ha sido reconocido como un titanosáurido basal, incluido con *Mendozasaurus* en el clado denominado Lognkosauria (Calvo *et al.*, 2007a) y ligados al titanosaurio africano *Malawisaurus dixeyi*. *Muyelensaurus*, como se ha mencionado, ha sido considerado miembro del clado Rinconsauria en los análisis que lo incluyeron. Asimismo, *Mendozasaurus* ha sido reconocido por González Riga (2003) como una Titanosauridae (*sensu* Salgado, 2003) basal, cercanamente emparentado a *Malawisaurus* y posteriormente relacionado con *Futalognkosaurus*, pero siempre manteniendo su posición basal en el clado (Calvo *et al.*, 2007a, b; González Riga *et al.*, 2009). En tanto, *Malarguesaurus*, ha sido descrito como un sonfospóndilo basal, relacionado a *Phuwiangosaurus* de Tailandia, según el análisis filogenético de su descripción original.

Por otra parte, del Santoniano-Campaniano bajo, sólo *Neuquensaurus* ha sido incluido en la gran mayoría de las filogenias para el grupo, mostrando siempre su afinidad con *Saltasaurus* y *Rocasaurus*, en el bien sustentado clado Saltosaurinae.

La posición filogenética de la gran mayoría de los taxa mencionados se ha modificado al incluir a *Bonitasaura salgadoi* en el análisis cladístico aquí realizado, como se ha explicado en el Capítulo VI de esta contribución. En esta nueva hipótesis, *Rinconsaurus* queda posicionado como la forma más basal del nodo B y no forma un grupo monofilético con *Muyelensaurus*. El clado Lognkosauria, compuesto por *Futalognkosaurus* y *Mendozasaurus*, ha sido recuperado pero en una posición más derivada relacionándose con *Bonitasaura*, *Muyelensaurus* y *Rinconsaurus*. La especie *Neuquensaurus australis* mantuvo su posición filogenética

junto a *Saltasaurus* y *Rocasaurus* como en análisis previos. Por otra parte, *Antarctosaurus wichmannianus* ha mostrado una estrecha vinculación tanto con los titanosaurios del Turoniano-Coniaciano como con *Bonitasaura*, y no ha podido establecerse una afinidad directa con alguno de estos taxa en particular.

Las cuatro restantes formas del Santoniano-Campaniano bajo (*Pellegrinisaurus*, *Pitekunsaurus*, *Barrosasaurus* y *Laplatasaurus*) no han sido incluidas en ningún análisis cladístico hasta la fecha. Sin embargo, Salgado (1996) sostuvo la existencia de una cierta afinidad entre *Pellegrinisaurus* y los Saltosaurinae, debido a la presencia de centros vertebrales bajos en el sector caudal medio y posterior y caras laterales dorsoventralmente convexas. Filippi y Garrido (2008), por su parte, reconocieron cierta afinidad entre *Pitekunsaurus* y *Rinconsaurus* en base a la presencia, en ambas formas, de una variada morfología en las superficies de articulación en las secuencias caudales. En el caso de *Barrosasaurus*, Salgado y Coria (2009) sugirieron su afinidad con formas basales de titanosaurios, como *Epachthosaurus*, por la presencia de láminas espinodiapofisiales anteriores y posteriores bien desarrolladas, y una lámina espinoprezigapofisial relictual en el taxón neuquino. Por el contrario, la especie *Laplatasaurus araukanicus* presenta una historia compleja, que aquí se analizará en más detalle.

Como se mencionara previamente, Huene (1929) erigió la especie *Laplatasaurus araukanicus* en base a numerosos restos esqueléticos procedentes de diferentes localidades patagónicas, incluyendo materiales asignados previamente a "*Titanosaurus*" *australis* por Lydekker (1893). De hecho, Powell (1979) asignó a *Laplatasaurus* sp. a materiales procedentes de la localidad Arroyo Morterito (Fm Los Blanquitos, Campaniano-Maastrichtiano), en el sureste de la provincia de Salta, por las semejanzas reconocidas en algunos elementos apendiculares. A falta de material tipo, Bonaparte y Gasparini (1978) designaron una tibia y una fíbula como lectotipo de la especie, y a todo el resto de los materiales descriptos por Huene como "material asignado". Posteriormente, Powell (1986) revisó los materiales de la colección del Museo de La Plata y sinonimizó al



género *Laplatasaurus* con el género *Titanosaurus*, debido a semejanzas encontradas por dicho autor con la especie de India “*Titanosaurus indicus*” (Swinton, 1947). Esta asignación ha sido discutida por varios autores (Wilson y Upchurch, 2003; Upchurch *et al.*, 2004; Salgado y Coria, 2005). De esta forma, Powell propuso la nueva combinación *Titanosaurus araukanicus*, manteniendo el lectotipo propuesto por Bonaparte y Gasparini (1978) y refiriendo como material “Hipodigma” de la especie a todos los materiales procedentes de Cinco Saltos de numeración MLP CS. Consecuentemente, el material que procedía de otras localidades como Neuquén, General Roca y Rancho de Ávila, fue referido como *Titanosaurus* sp. (Powell, *op. cit.*). De la misma forma, consideró a aquellos materiales de Arroyo Morterito como Titanosauridae indet.

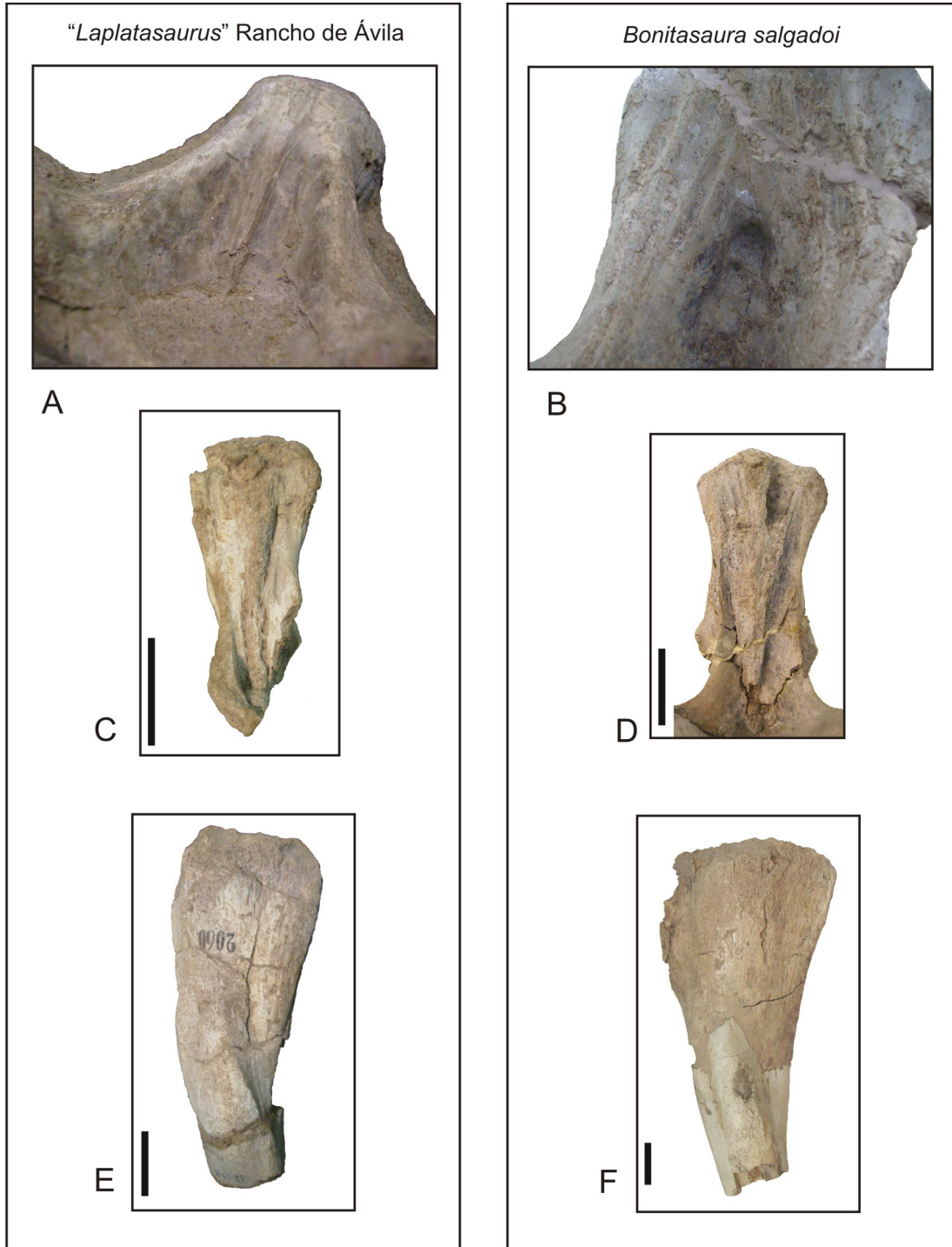
McIntosh (1990) propuso mantener el género *Laplatasaurus* fundamentalmente para los materiales asignados como lectotipo, dejando pendiente una asignación para todo el resto. Por su parte, Salgado (2000, 2003a) reconoció que el traspaso de *Laplatasaurus* a *Titanosaurus* no estuvo correctamente justificado al no haberse incluido caracteres apomórficos que los reúnan, y sugirió que se mantenga como material tipo el propuesto por Powell (1986). En el mismo sentido, Wilson y Upchurch (2003) realizaron una exhaustiva revisión del género *Titanosaurus* y sugirieron que se retenga el género *Laplatasaurus*, al menos para el material lectotipo (MLP CS 1127 y MLP CS 1128).

En síntesis, está claro que a lo largo del tiempo se ha reconocido a *Laplatasaurus araukanicus* como una unidad taxonómica válida, aunque quedando una buena parte del material que se refiere a la especie con un estatus taxonómico sin resolver. En tal sentido, aquí se aporta nueva evidencia para ajustar la asignación de algunos de estos elementos que conforman la totalidad de materiales asignados originalmente a dicha especie. Como se aludió en el Capítulo I, los materiales de saurópodos procedentes de “Rancho de Ávila” fueron extraídos en las cercanías (2 a 4 km) de la localidad “La Bonita”, lugar de donde proceden los restos del titanosaurio foco de esta tesis. La ajustada correlación estratigráfica reconocida entre los datos brindados por Huene (1929) de los restos atribuidos a *Laplatasaurus*

de “Rancho de Ávila” y el análisis estratigráfico de la localidad “La Bonita” (Pérez *et al.*, 2009; Capítulo IV de esta tesis), permiten suponer que los restos colectados en “Rancho de Ávila” y referidos a *Laplatasaurus*, proceden del mismo nivel estratigráfico que los de *Bonitasaura salgadoi*. Los restos de *Laplatasaurus* de “Rancho de Ávila” incluyen elementos del postcráneo entre los que se destacan varios restos de vertebrales dorsales y caudales, y elementos de las cinturas y miembros. El estado de preservación de muchos de los elementos es indistinguible del particular estado que presentan los restos de *Bonitasaura*.

Entre los materiales de Rancho de Ávila se reconoce un extremo proximal bien preservado de fíbula izquierda (MLP Av 2060). El trocánter lateral es una estructura simple, alargada, muy distinta a la del lectotipo de *Laplatasaurus araukanicus*, donde está formada por una doble protuberancia. Asimismo, esta fíbula es muy similar en morfología a la fíbula del holotipo de *Bonitasaura*, aunque el “ala” anterior no se encuentra bien preservada, dificultando una comparación completa. Adicionalmente, una espina de vertebra caudal anterior (MLP Av 1007) presenta una morfología muy similar a la reconocida en la vertebra caudal 1 del holotipo de *Bonitasaura*, donde puede reconocerse un sistema de finos rayos óseos que irradian ventralmente desde la lámina prespinal. Esta última característica se ha propuesto como autapomórfica de *Bonitasaura salgadoi* (Capítulo VI).

Por todo lo antedicho, se propone aquí asignar como *Bonitasaura* sp. a la totalidad de materiales provenientes de la localidad Rancho de Ávila, que se encuentran en las colecciones del Museo de La Plata con las siglas “MLP Av”. Esto se basa en el reconocimiento de un carácter apomórfico de la especie *Bonitasaura salgadoi*, no pudiendo reconocerse otras autapomorfías de la especie por el estado fragmentario del material. Este nuevo estatus sistemático para una gran parte de los materiales originalmente asignados a *Laplatasaurus araukanicus* permitirá analizar de forma más ajustada las relaciones filogenéticas de la especie, las cuales hasta el momento permanecen irresueltas.



**Figura 112-** Comparación entre los materiales de “*Laplatasaurus*” Rancho de Ávila y *Bonitasaura salgadoi*. **A**, Detalle de estado de preservación de arco neural dorsal MLP Av 2121; **B**, Detalle de preservación en vértebra cervical posterior de *Bonitasaura salgadoi*; **C**, espina neural de vértebra caudal anterior MLP Av 1007; **D**, espina neural de vértebra caudal anterior de *Bonitasaura salgadoi*; **E**, proximal de fíbula izquierda MLP Av 2060; **F**, proximal de fíbula izquierda *Bonitasaura salgadoi*. Escala 5 cm. A y B sin escala.

## Consideraciones finales

Del análisis de las formas del Turoniano-Campaniano bajo, y considerando al análisis filogenético realizado en el Capítulo VI como marco conceptual, se ha podido reconocer que las formas del Turoniano-Coniaciano estarían mayormente relacionadas entre sí, contrariamente a lo observado en las formas del Santoniano-Campaniano bajo, que se relacionan con distintos grupos de titanosaurios.

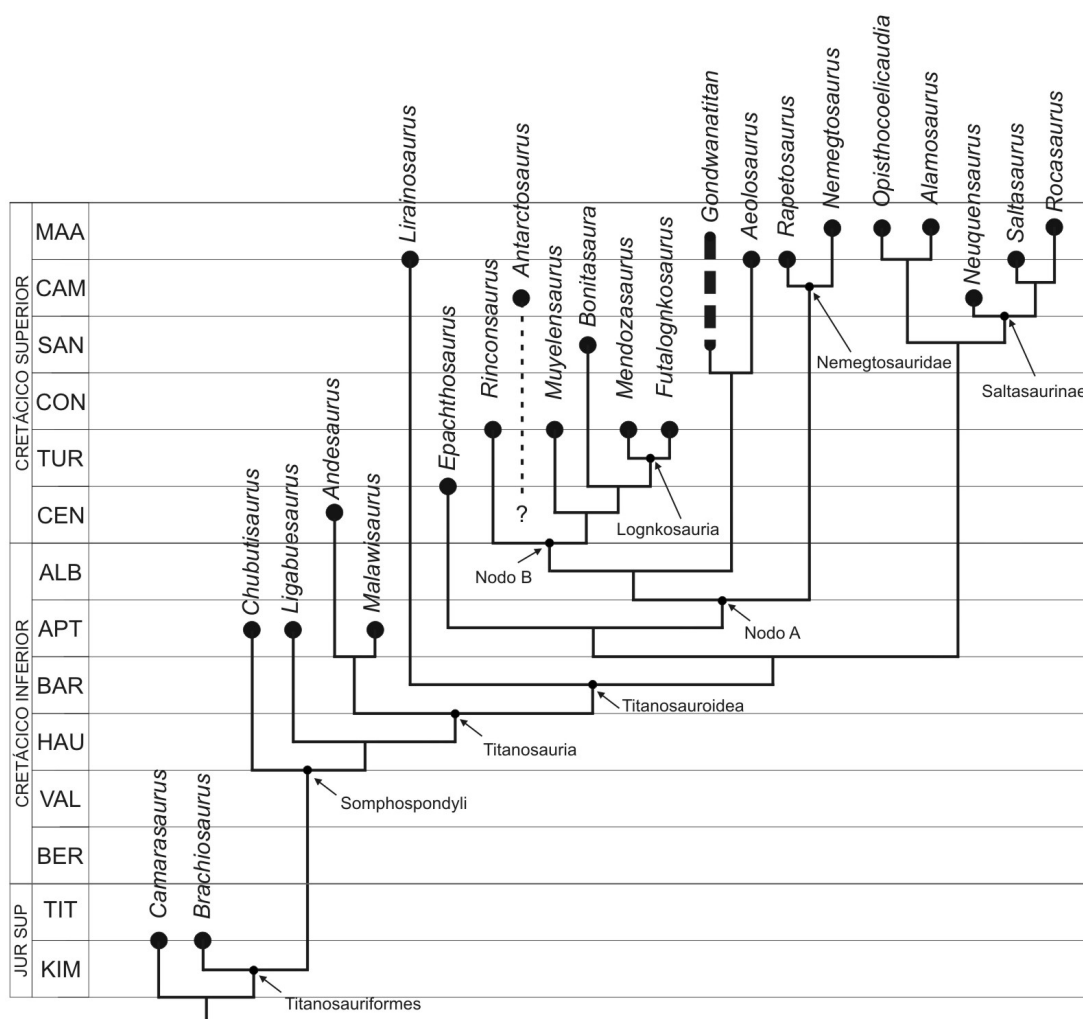
Así, mientras *Barrosasaurus* estaría emparentado con formas basales de titanosaurios, *Pellegrinisaurus* y *Neuquensaurus* lo estarían con formas más derivadas. En cambio, *Bonitasaura* y posiblemente *Antarctosaurus* representarían sobrevivientes de un grupo común en el Turoniano-Coniaciano, representando los registros más modernos de su grupo.

Otro punto interesante a considerar es que no se reconoce una vinculación directa entre las formas del Turoniano-Campaniano bajo de Patagonia y las formas más derivadas de titanosaurios, los saltasaurinos. Esto estaría en relación a una diversificación temprana de estos últimos en tiempos anteriores al Turoniano, posiblemente a finales del Cretácico Temprano, evidenciado quizá por la presencia de posibles restos atribuidos a saltasaurinos en la Fm Alcántara (Cenomaniano), en el noreste de Brasil (Medeiros, 2002), y desde donde habrían migrado hacia los territorios más al sur tardíamente, arribando hacia el Campaniano (Leanza *et al.*, 2004, pág. 79). Esto debiera ser corroborado con evidencias mas concluyentes, ya que los restos publicados por Medeiros (2002) constan de un sólo centro de vertebra caudal.

Como se ha reconocido ampliamente, la importante diversificación de los titanosaurios en América del Sur estuvo fuertemente gobernada por el escenario paleogeográfico, el cual mostraba el comienzo de la separación de las masas continentales de África y América del Sur, hacia finales del Cretácico Temprano (Powell, 1986). Esta diversidad de formas se ha reconocido en notables diferencias de tamaño que gradan desde formas pequeñas de unos pocos metros de longitud hasta gigantes de varias decenas de metros, formas con elementos apendiculares gráciles o robustos, diferencias en la morfología vertebral, con vértebras cervicales

posteriores de espinas anchas o angostas, vértebras caudales anteriores anfipláticas, procélicas u opistocélicas, y vértebras caudales posteriores procélicas, opistocélicas, biconvexas o combinaciones de ellas, entre otras.

Los descubrimientos de la última década para el lapso Turoniano-Santoniano, han aportado una importante información sobre la diversidad de los titanosaurios sudamericanos, lo que demuestra que todavía nos encontramos en las etapas iniciales del conocimiento de la diversidad y las relaciones filogenéticas del grupo.



**Figura 113-** Hipótesis filogenética de los titanosaurios propuesta en esta tesis, ajustada temporalmente. La extensión de las ramas es la mínima posible a los fines gráficos. Las edades de cada taxón fueron tomadas de la bibliografía.

Entre los resultados de esta contribución se reconoce la existencia de varios momentos importantes en la diversificación del grupo.

Temprano en el Cretácico Inferior, los titanosauroideos habrían radiado en varios clados, uno que incluye al europeo *Lirainosaurus* y, por otro lado, al resto de los clados incluidos. Restos de titanosaurios de esta época han sido registrados en Argentina (Apesteguía, 2007b).

Hacia fines del Cretácico Inferior los titanosaurios incluyen, por un lado, a las formas que originarían a los saltosaurinos, junto con un grupo que incluye a *Alamosaurus* de América del Norte y a *Opisthocoelicaudia* de Asia. Por otro lado, radió en esa época un clado que incluye a todos los titanosaurios conocidos para el intervalo Turoniano-Santoniano y algunas otras formas con registros más modernos. Este grupo incluye a *Epachthosaurus*, a los nemegtosáuridos y al nodo B, de gran relevancia sudamericana. Posteriormente, una segunda ola de diversificación habría tenido lugar en este último grupo durante el Cenomaniano.

La distinción de los titanosaurios del Cretácico Superior en un grupo que fuera exitoso durante el intervalo Turoniano-Santoniano y otro distinto para el intervalo Campaniano-Maastrichtiano, muestra que el primero fue sucedido por el segundo a través, probablemente, de algún evento de extinción ocurrido hacia fines del Coniaciano o principios del Santoniano. Estos resultados son preliminares y necesitan ser revisados y contrastados en el futuro.

Los titanosaurios son entidades biológicas que vivieron exitosamente por más de 65 millones de años y se extinguieron hace la misma cantidad de tiempo. Durante su existencia contribuyeron sustancialmente a la diversidad morfológica de los saurópodos. Ésta, remarcada por Wilson (2002), incluye cambios en las proporciones relativas de cuellos y miembros, variaciones musculares y neumáticas, movilidad y armamento en la cola, espinas en el cuello y, especialmente en los titanosaurios, el aporte de trochas anchas, pérdida de falanges manuales, acorazamiento del cuerpo y peculiares configuraciones craneanas y dentales.

Con su extinción a fines del Cretácico desapareció completamente un amplio linaje sin dejar descendencia, haciendo que casi toda la evidencia que poseemos de su paso por la Tierra provenga del estudio detallado de sus restos fosilizados.

Por ello, es cada vez mayor el interés existente por reconocer las características que tuvo su actividad. Es necesario que las investigaciones venideras profundicen el conocimiento, mínimo aún, que vamos desarrollando de este grupo de dinosaurios saurópodos, del que nos separan más de 65 millones de años de evolución y del que no contamos con ningún animal viviente que remotamente se les parezca.

## CAPÍTULO X

### CONCLUSIONES

---

A modo de conclusión, se comentarán los principales resultados y aportes derivados del estudio integral abordado en esta tesis, sobre el saurópodo titanosaurio *Bonitasaura salgadoi*.

El análisis estratigráfico realizado en la localidad, como el estudio tafonómico en el sitio de la excavación, han permitido reconocer el contexto paleoambiental en el que *Bonitasaura* habría pasado los últimos momentos de su vida. Se ha reconocido una secuencia estratigráfica dominada fundamentalmente por un sistema fluvial donde los canales mostraban moderada a alta sinuosidad y buen desarrollo de planicies de inundación. La alternancia de niveles finos y gruesos observados desde la base de la columna estratigráfica indicaron un claro control subáqueo de baja a media energía. Por encima del nivel portador, se reconoció un marcado descenso en la energía del agente de transporte, en la cual se depositaron potentes estratos pelíticos que habrían contribuido en la preservación de los restos óseos. El análisis tafonómico permitió deducir que el espécimen habría muerto a pocos metros del curso del río local, cercano a la margen interna de una curva sinuosa, el cual incorporó rápidamente los restos y los sepultó en al menos dos eventos sucesivos. Las firmas tafonómicas reconocidas sugirieron un corto transporte desde el área fuente, orientando la mayor parte de los elementos largos, y una corta permanencia a la exposición subaérea. La preservación de tejido



esponjoso, en muchos casos con lúmenes vacíos, evidenció una baja intervención de soluciones saturadas en minerales y posteriores procesos diagenéticos que no involucraron eventos mayores compresivos que deformaran la morfología original de los elementos óseos. Asimismo, el análisis mineralógico de los elementos óseos permitió reconocer la presencia de fosfatos originales que, junto con las características tafonómicas previamente mencionadas determinaron, en gran medida, la preservación excepcional de los restos de especímenes.

El estudio osteológico de detalle permitió reconocer, además de ratificar su importancia como estudio morfológico de base, aspectos novedosos en la construcción del cráneo de este titanosaurio, como así también en su esqueleto axial. Los elementos craneanos con información distintiva han sido fundamentalmente el lacrimal y el dentario, mientras que el frontal, el parietal y el cuadrado presentaron una morfología más conservadora, muy semejante a los de otros titanosaurios. Se ha reconocido la contribución del hueso lacrimal a las narinas externas, ampliando su distribución dentro de los titanosaurios y potenciándola como probable sinapomorfía del grupo. En el caso del hueso dentario, se corroboró la presencia de algún tipo de cubierta queratinosa en su porción posterior edéntula, aunque sin una estrecha relación con las cubiertas de aves o tortugas actuales. A su vez, se reconoció el número máximo de elementos dentales de reemplazo en el dentario, el cual mostró diferencias con respecto al número de piezas de recambio en los huesos premaxilares registrados en otros titanosaurios.

Los elementos del esqueleto axial permitieron analizar el cierre neurocentral (fusión del arco neural con el centro vertebral), la forma y orientación de las espinas neurales a lo largo de la serie vertebral, y la homología y desarrollo de ciertas láminas vertebrales. La secuencia de cierre neurocentral descrita en *Bonitasaura* se mostró completamente distinta a lo registrado en otros dinosaurios, evidenciando por primera vez el patrón de cierre neurocentral en la columna vertebral de un saurópodo titanosaurio. Si bien dos hipótesis podrían haber explicado el patrón de cierre neurocentral, ambas mostraron una secuencia

diferencial entre las regiones cervical, dorsal y caudal. A lo largo de la serie vertebral se reconocieron diferencias importantes en la morfología y en la orientación lateral de las espinas neurales. Las variaciones reconocidas incluyeron una expansión lateral diferencial del sector más distal de la espina neural y una importante desviación angular, en vista lateral, desde la región cervico-dorsal hasta la última vertebra dorsal. Se observó que la espina neural de la última vértebra cervical presentaba una forma romboidal, en vista anterior, que sólo se mantuvo en la primera vértebra dorsal. A partir de la segunda y hasta las posteriores, las expansiones laterales se fueron reduciendo. Asimismo se reconocieron tres segmentos de inclinación angular distintiva, a lo largo de la serie vertebral, y dos puntos de referencia (*landmarks*) de cambio de inclinación. Finalmente, el análisis de dos láminas vertebrales (podl y tpol) demostró la importancia de examinar las series vertebrales disponibles a fin de reconocer las homologías laminares con mayor precisión. En este sentido se reconoció que la podl migra dorsalmente en las primeras vertebrales dorsales y se desconecta de sus puntos de conexión original, y una nueva lámina se ubica en su posición original en la región dorsal posterior. Por su parte, la tpol de posición generalmente horizontal va siendo reemplazada por una nueva lámina (v.tpol) de posición netamente vertical, a lo largo de la serie dorsal.

El análisis sistemático, abordado desde la metodología cladística, permitió reconocer novedades en las relaciones filogenéticas del grupo. En tal sentido, se ha reconocido una estrecha afinidad entre *Bonitasaura salgadoi* y los titanosaurios *Mendozasaurus neguyelap* y *Futalognkosaurus dukei*, con los cuales conforma un grupo monofilético, y se ha descartado una directa relación con los Nemegtosauridae. Asimismo, la inclusión de *Bonitasaura* dentro de la filogenia de los titanosaurios ha modificado las hipótesis sobre las relaciones de parentesco de otros titanosaurios de Argentina, como por ejemplo, el clado Lognkosauria, el cual no presentó una posición basal dentro de Titanosauria, y *Rinconsaurus* y *Muyelensaurus* no formaron un clado monofilético como previamente se había sugerido. Por otra parte, se ha reconocido la afinidad de *Antarctosaurus*

*wichmannianus* con otros taxa del Turoniano-Campaniano de nuestro país, aunque su inclusión en el análisis resultó ser problemático para la resolución de las relaciones internas del grupo que lo incluía (nodo B).

El estudio de la anatomía blanda de la cintura pélvica y el miembro posterior de *Bonitasaura* ha ampliado el reconocimiento de la musculatura involucrada al analizar un número mayor y mucho mas abarcativo que los previamente realizados en dinosaurios saurópodos. Así, 37 músculos de la región proximal, media y distal del miembro posterior se analizaron cotejando su grado de inferencia mediante comparación, fundamentalmente directa, con la musculatura reconocida en arcosaurios vivos. En este sentido, se registró una alta confiabilidad en la reconstrucción de la anatomía involucrada, al reconocer más de un 50% de correlato osteológico en el origen o inserción de los músculos analizados.

Por su parte, el análisis paleohistológico ha permitido reconocer una amplia histovariabilidad entre los diferentes elementos analizados del esqueleto del espécimen de *Bonitasaura salgadoi*, e inclusive dentro de un mismo elemento óseo. Los elementos apendiculares del estilopodio se caracterizaron por poseer una corteza amplia conformada fundamentalmente por tejido primario del tipo fibrolamelar, altamente vascularizado, con la presencia de al menos una discontinuidad en el crecimiento que se correspondería a una línea de crecimiento detenido (LAG), y/o lo que posiblemente sea un *annulus* de tejido lamelar en la región subperiosteal. Los elementos apendiculares del zeugopodio, del autopodio y la zigapófisis vertebral analizados, mostraron cierta semejanza histológica, en los que se reconoció una alta remodelación interna evidenciada por la presencia de varias generaciones de tejido secundario del tipo haversiano. Sólo en pequeños intersticios de la corteza, como también en la región subperiosteal de estos elementos, se advirtió tejido primario del tipo fibrolamelar con discontinuidades en el crecimiento a modo de LAG o *annuli*. Contrariamente, las muestras provenientes de distintas zonas de las costillas dorsales mostraron semejanzas y diferencias entre sí, evidenciando la importante variabilidad histológica intraelemental en aquellos elementos óseos con morfologías complejas. En tal sentido, se advirtió la presencia

de tejido primario fibrolamelar exhibiendo cierto bandeo producido por el tamaño diferencial de los canales vasculares longitudinales alineados, acompañado por al menos dos líneas de discontinuidad en el crecimiento (LAG). Asimismo, la presencia de una línea de reabsorción en los sectores proximales de las costillas dorsales evidenció el proceso de modelación ósea diferencial que ocurre en estos elementos.

El abundante tejido primario fibrolamelar cortical reconocido en los elementos del estilopodio permitió inferir que estos elementos se encontraban en pleno crecimiento al momento de la muerte del espécimen, aunque la presencia de las discontinuidades observadas sugirió ciertas variaciones en su tasa de crecimiento. En base a estas características histológicas pudo inferirse su estadio ontogenético en un HOS 9 y el probable tamaño corporal alcanzado por la especie en estado adulto, mediante la comparación con curvas de crecimiento conocidas de otros dinosaurios saurópodos.

Finalmente, en el análisis de las formas del Turoniano-Campaniano bajo, se realizó una revisión somera de las especies registradas en ese lapso de tiempo, considerando su posible posición filogenética y estatus sistemático, mediante el aporte brindado por el estudio de *Bonitasaura salgadoi*. Entre los principales resultados, el estatus sistemático de gran parte de los materiales originalmente asignados a *Laplatasaurus araukanicus* fue modificado, reasignándolos al género *Bonitasaura*. Asimismo, se ha podido reconocer que las especies del Turoniano-Coniaciano estarían mayormente relacionadas entre sí, contrariamente a lo observado en las formas del Santoniano-Campaniano bajo, las que se relacionan con distintos grupos de titanosaurios. Así, mientras *Barrosasaurus* estaría emparentado con formas basales de titanosaurios, *Pellegrinisaurus* y *Neuquensaurus* lo estarían con formas más derivadas. En cambio, *Bonitasaura* y posiblemente *Antarctosaurus* se relacionarían más con las formas del Turoniano-Coniaciano, representando los registros más modernos de su grupo. En el mismo sentido, no se reconoció una vinculación directa entre las formas del Turoniano-Campaniano bajo de Patagonia y las formas más derivadas de titanosaurios, los

saltasaurinos, que se habrían diversificado tempranamente, hacia finales del Cretácico Temprano. En este sentido, se reconoció la existencia de varios momentos importantes en la diversificación del grupo, entre los que se puede mencionar una primera radiación en el Cretácico Inferior, en tiempos quizá barremianos. Hacia fines del Cretácico Inferior los titanosaurios incluirían, por un lado a las formas que originarían a los saltasaurinos, junto con un grupo que incluye a *Alamosaurus* y *Opisthocoelicaudia*, y por el otro lado, al clado que incluye a todos los titanosaurios conocidos para el intervalo Turoniano-Santoniano y algunas otras formas con registros más modernos. Posteriormente, una segunda ola de diversificación habría tenido lugar en este último grupo durante el Cenomaniano.

La distinción de los titanosaurios del Cretácico Superior en un grupo que fuera exitoso durante el intervalo Turoniano-Santoniano y otro distinto para el intervalo Campaniano-Maastrichtiano, estaría evidenciando quizá algún evento de extinción ocurrido hacia fines del Coniaciano o principios del Santoniano. Estos resultados son preliminares y necesitan ser revisados y contrastados en el futuro.

## AGRADECIMIENTOS

---

Agradezco a mis directores Leonardo Salgado y Marta Fernández quienes me guiaron y aconsejaron durante el transcurso de este trabajo de tesis, siempre con gran entusiasmo y excelente predisposición.

Asimismo, agradezco a mi director y amigo Sebastián Apesteguía, con el cual comencé mis primeras investigaciones sobre saurópodos y compartí el hallazgo de *Bonitasaura*. Además, agradezco su confianza por haberme permitido realizar el doctorado con un material hallado en el marco de un proyecto liderado por él, y por las innumerables charlas sobre estos fantásticos animales.

A los miembros del jurado de este trabajo de tesis, Dr. Jorge Calvo, Dr. Bernardo González Riga y Dr. Jaime Powell, quienes aportaron sugerencias y modificaciones que mejoraron la versión final de este estudio.

También agradezco a las autoridades de la Fundación “Félix de Azara” y la Universidad Maimónides, en especial a Adrián Giacchino y Alfredo Vitullo, por brindarme un lugar de trabajo confortable y por haber financiado la primera mitad de este trabajo y cofinanciado la segunda, junto con el CONICET. Además, la Fundación “Félix de Azara” y la Jurassic Foundation financiaron en gran medida los trabajos de campo.

Va también mi agradecimiento a mis amigos y colegas Ale Otero, Nacho Cerda y Martín Pérez por las nutridas discusiones sobre diferentes problemáticas abordadas en esta tesis.

A los que participaron en los trabajos de extracción y preparación del “*Bonita*”, en especial Anita Carignano, Jorge A. González, Federico Agnolin, Leandro Gaetano, Lucía Balarino, Magalí Cardenas, Gabriel Lio, Marcelo de la Fuente, Martín Pérez, Alejandro Otero, Jue Haluza, Federico Brissón Egli, László Makádi, Attila Ősi, Harry Pazo, Marcelo Isasi, Federico Gianechini, Alejandro Navarro Falcón, Ana Inzaurrealde, Marcelo Krause, Facundo Blanco Villalba, Carlos Papolio, Colo Salinas y su familia, Marina Mora Solé y Pablo Chiarelli.

A los colegas del exterior Jeff Wilson, Mike D’Emic y Takeito Ikejiri, con los que intercambié opiniones y valiosas discusiones sobre dinosaurios saurópodos.

A Juan Canale, Jue Haluza, Matías Taglioreti, Anita Carignano, Ly Calvo, Ale Otero, Martín Pérez y muchos otros, por los imborrables momentos compartidos durante mi vida en la ciudad de La Plata.

Agradezco las reconstrucciones artísticas y la silueta del esqueleto de *Bonitasaura* que realizó Jorge A. González para esta tesis.

Hago extensivo mi agradecimiento a la generosa familia Pincheira que, año tras año, nos recibió con los brazos abiertos en “El Manzano”, en especial a Doña Tica, Delia, Irma y sus respectivos hijos.

Agradezco, también, a los diferentes investigadores que permitieron el acceso a colecciones bajo su resguardo: Dr. Jaime Powell (Instituto Miguel Lillo, Tucumán), Dr. Alejandro Kramarz (MACN, Buenos Aires), Dr. Jorge Calvo (MUC-CePaLB, Neuquén), Dr. Bernardo González Riga (IANIGLA, Mendoza), Lic. Leonardo Filippi (MAU, Neuquén), Dr. Marcelo Reguero y Lic. Alejandro Otero (MLP, La Plata).

A mis viejos, Marta y Osvaldo, y a mi hermano Leo, por estar siempre presentes y apoyar todos mis proyectos.

Y a Belén, mi mujer y amor incondicional, por su compañía y por hacer que la vida sea mucho más hermosa.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Amin, M. y Mabe, M. 2000. Impact factors: use and abuse. *Perspectives in Publishing* 1: 1-6.
- Amprino, R. 1947. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie* 58: 315-330.
- Apesteguía, S. 2002. Successional structure in continental tetrapod faunas from Argentina along the Cretaceous. *Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil / 2º Simposio sobre el Cretácico de América del Sur, Sao Pedro, Brasil*, pp. 135-141.
- Apesteguía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften* 91: 493-497.
- Apesteguía, S. 2005. Evolution of the hyposphene-hypantrum complex within Sauropoda. En: Tidwell, V. y Carpenter, K. (eds.), *Thunder-lizards: the Sauropodomorph dinosaurs*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 248-267.
- Apesteguía, S. 2007a. Dinosaurios y otros vertebrados terrestres. En: Hoja Geológica 3969-II, Neuquén, provincias del Neuquén, Río Negro y La Pampa. *Instituto de Geología y Recursos Minerales SEGEMAR, Boletín* 370, pp. 1-165.
- Apesteguía, S. 2007b. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research* 12: 533-546.
- Apesteguía, S. y P. A. Gallina. 2003. A new non-saltosaurine titanosaur from "Rancho de Ávila" (Río Negro) in the Bajo de la Carpa-Anacleto formation boundary. *Ameghiniana* 40: 51R.
- Apesteguía, S. y Novas, F.E. 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature* 425: 609-612.



- Apesteguía, S. y Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440: 1037-1040.
- Averianov, A.O., Voronkevich, A.V., Maschenko, E.N., Leshchinskiy, S.V. y Fayngertz, A.V. 2002. A sauropod foot from the Early Cretaceous of Western Siberia, Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 47: 117-124.
- Baumel, J.J. y Witmer, L.M. 1993. Osteologia. En: Baumel J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E. y Vanden Berge, J.C. (eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium, Second Edition*, Cambridge, Massachusetts, Publications of the Nuttall Ornithological Club 23: 45-132.
- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4: 150-162.
- Behrensmeyer, A.K. 1991. Terrestrial vertebrate accumulations. En: Allison, P.A., y Briggs, D.E.G. (eds.), *Topics in Geology*, Plenum Press, New York, pp. 291-327.
- Behrensmeyer, A.K. y Hook, R.W., 1992. Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. En: Behrensmeyer, A.K., Damuth, J.D., DiMichele, W.A., Potts, R., Sues, H.D. y Wing, S.L. (eds.), *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 15-136.
- Bonaparte, J.F. 1986. The early radiation and phylogenetic relationships of the Jurassic sauropod dinosaurs, based on vertebral anatomy. En: Padian, K. (ed.), *The Beginning of the Age of Dinosaurs*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 247-258.
- Bonaparte, J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico superior, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4: 15-123.
- Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous Tetrapods of Argentina. En: Arratia, G. (ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe a., Geologie und Paläontologie 30: 73-130.

- Bonaparte, J.F. 1998. Las faunas de tetrápodos del Cretácico Superior de América del Sur. *7º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Bahía Blanca)*, Actas, p. 76.
- Bonaparte J.F. 1999. Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana* 36: 115-187.
- Bonaparte, J.F. y Coria, R.A. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo Titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano - Cenomaniano) de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30: 271-282.
- Bonaparte, J.F. y Gasparini, Z. 1978. Los Saurópodos de los grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. *7º Congreso Geológico Argentino*, (Neuquén), Actas, 2: 393-406.
- Bonaparte, J.F. y Novas, F.E. 1985. *Abelisaurus comahuensis*, Carnosauria del Cretácico Tardío de Patagonia. *Ameghiniana* 21: 259-265.
- Bonaparte, J.F. y Powell, J.E. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El-Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Mémoires de la Société Géologique de France* 139: 19-28.
- Bonaparte, J.F., González Riga, B.J. y Apesteguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 364-376.
- Bonnan, M.F. 2003. The evolution of manus shape in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, forelimb orientation, and sauropod phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 595-613.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Ophistocoelicaudia skarzynskii* gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeont. Polonica* 37: 5-64.
- Brochu, C.A. 1992. [Ontogeny of the postcranium in crocodylomorph archosaurs. Tesis de Maestría, Universidad de Texas, Austin, Texas, 340 pp., Inédito.]

- Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 49-62.
- Bryant, H.N. y Seymour, K.L. 1990. Observations and comments on the reliability of muscle reconstruction in fossil vertebrates. *Journal of Morphology* 206: 109-117.
- Buffetaut, E. y Suteethorn, V. 1989. A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand: Remarks on the taphonomic and palaeoecological significance of such associations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 73: 77-83.
- Calvo, J.O. 1994. Jaw mechanics in sauropod dinosaurs. *Gaia* 10: 183-193.
- Calvo, J.O. y Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303-310.
- Calvo, J.O. y González Riga, B.J. 2003. *Rinconsaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 30: 333-353.
- Calvo, J. O., Coria, R.A. y L. Salgado. 1997. Uno de los más completos titanosáuridos (Dinosauria-Sauropoda) registrados en el mundo. *Ameghiniana* 39: 534R.
- Calvo, J.O., González Riga, B.J. y Porfiri, J.D. 2007a. *Muyelensaurus pecheni* gen. et sp. nov., a new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65: 485-504.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J. y Kellner, A.W.A. 2007b. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 79: 529-541.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González Riga, B.J. y Kellner, A.W.A. 2007c. Anatomy of *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga & Kellner, 2007 (Dinosauria, Titanosauridae) from the Neuquén Group (Late Cretaceous),

- Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65: 511-526.
- Campos, D.A, Kellner, A.W.A., Bertini, R.J. y Santucci, R.M. 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Baru group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 63: 565-593.
- Canudo, J. I., Cruzado-Caballero, P. y Moreno-Azanza, M. 2005. Possible theropod predation evidence in hadrosaurid dinosaurs from the Upper Maastrichtian (Upper Cretaceous) of Arén (Huesca, Spain). *Kaupia, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* 14: 9-13.
- Carrano, M.T. y Hutchinson, J.R. 2002. Pelvic and Hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology* 253: 207-228.
- Cazau, L.B y Uliana, M.A. 1973. El Cretácico Superior continental de la Cuenca Neuquina. *Vº Congreso Geológico Argentino, Actas III*: 131-163.
- Cerda, I.A. 2009. Consideraciones sobre la histogénesis de las costillas cervicales en los dinosaurios saurópodos. *Ameghiniana* 46: 193-198.
- Cerda, I.A. y Powell, J.E. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 389-398.
- Chiappe, L.M. y Coria, R.A. 2000. Auca Mahuevo: un extraordinario sitio de nidación de dinosaurios saurópodos del Cretácico Superior de Patagonia. *Ameghiniana* 37: 22R.
- Chiappe, L.M., Salgado, L. y R.A. Coria. 2001. Embryonic skulls of titanosaur sauropod dinosaurs. *Science* 293: 2444-2446.
- Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y Fox, M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258-261.
- Chiappe, L.M., Dingus, L., Jackson, F., Grellet-Tinner, G., Aspinall, R., Clarke, J., Coria, R.A., Garrido, A. y Loope, D. 2000. Sauropod eggs and embryos from the

- Upper Cretaceous of Patagonia. *I Symposium of Dinosaurs Eggs and Babies*, Actas: 23-29.
- Chinnery, B.J. y Weishampel D.B. 1998. *Montanoceratops cerorhynchus* (Dinosauria: Ceratopsia) and relationships among basal neoceratopsians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 569-585.
- Chinsamy, A. 1993. Bone Histology and growth trajectory of the prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen. *Modern Geology* 18: 319-329.
- Chinsamy, A. 1994. Dinosaur bone histology: Implications and inferences. *Dino Fest. The Paleontological Society, Special Publication 7*: 213-227.
- Chinsamy, A. y Dodson, P. 1995. Inside a Dinosaur Bone. *American Scientist* 83: 174-180.
- Chinsamy, A. y Raath, M.A. 1992. Preparation of fossil bone for histological examination. *Paleontologia Africana* 29: 39-44.
- Chipera, S.J. y Bish, D. L. 1991. Applications of X-ray diffraction crystallite size/stain analysis to *Seismosaurus* dinosaur bone. En: Barrett, C.S., Gilfrich, J.V., Noyan, I.C., Huang, T.C. y Predecki, P.K. (eds.), *Advances in X-ray analysis*, 34: 473-482.
- Cope, E.D. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado. *Paleontolontological Bulletin* 25: 5-10.
- Copenhaver, W.H., Bunge, R.P. y Bunge, M.B. 1971. *Bailey's Textbook of Histology*. The Williams and Wilkins Co., Baltimore, 438 pp.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia-Ornithopoda) from the Late Cretaceous of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 445-457.
- Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2001. Tooth replacement in a sauropod premaxilla from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 38: 463-466.
- Coria, R.A., Chiappe, L.M. y Dingus, L. 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* (Abelisauridae, Theropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 460-465.
- Cormack, D.F. 1988. *Histología de Ham*. Harla SA, 9na edición, México, 892 pp.

- Curry Rogers, K.A. 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 654-665.
- Curry Rogers, K.A. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. En Curry Rogers K.A. y Wilson, J.A. (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, California, pp. 50-103.
- Curry Rogers, K.A. 2009. The postcranial osteology of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1046-1086.
- Curry Rogers, K.A. y Erickson, G. 2005. Sauropod histology: Microscopic views on the lives of giants. En: Curry Rogers, K.M. y Wilson, J.A. (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, pp. 303-326.
- Curry Rogers, K.A. y Forster, C.A. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature* 412: 530-534.
- Curry Rogers, K.A. y Forster, C.A. 2004. The skull of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 121-144.
- Day, J.J., Upchurch, P., Norman, D.B., Gale, A.S. y Powell, H.P. 2002. Sauropod trackways: evolution and behavior. *Science* 296: 1659.
- D'Emic, M.D., Wilson, J.A. y Chatterjee, S. 2009. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: reviewed and first definitive specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 165-177.
- De la Fuente, M. S. 1993. Un posible podocnemididae (Pleurodira: Pelomedusoides) en el Cretácico tardío de la Patagonia. Implicaciones paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 30: 423-433.
- Del Corro, G. 1975. Un Nuevo sauropodo del Cretácico Superior: *Chubutisaurus insignis* gen. et sp. nov. (Saurischia-Chubutisauridae nov.) del Cretácico Superior (Chubutiano), Chubut, Argentina. *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Actas pp. 229-240.

- Dilkes, D. W. 2000. Appendicular myology of the hadrosaurian dinosaur *Maiasaura peeblesorum* from the Late Cretaceous (Campanian) of Montana. *Trans. R. Soc. Edinb, Earth Sci.* 90: 87-125.
- Dingus, L., Clarke, J., Scott, G.R., Swisher, C., Chiappe, L.M. y Coria, R.A. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic/faunal constraints for the age of sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquen Group (Late Cretaceous, Neuquen Province, Argentina). *American Museum Novitates* 3290: 1-11.
- Dodson, P., Behrensmeyer, A.K. y Bakker, R.T. 1980. Taphonomy of the Morrison Formation (Kimmeridgian - Portlandian) and Cloverly Formation (Aptian Albian) of the western United States. *Mémoires de la Société géologique de France* 139: 87-93.
- Elorza, J., Astibia, H., Murelaga, X. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. Francolite as a diagenetic mineral in dinosaur and other Upper Cretaceous reptile bones (Laño, Iberian Peninsula): microstructural, petrological and geochemical features. *Cretaceous Research* 20: 169-187.
- Enlow, D. H. y Brown, S. O. 1956. A comparative study of fossil and recent bone tissues. Part. I. *Texas Journal of Sciences* 8: 405-443.
- Erickson, G.M. y Tumanova, T.A. 2000. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 551-566.
- Filippi, L.S., García, R.A., y Garrido, A.C. 2009. Materiales craneanos de un nuevo Titanosauria (Sauropoda), de la Formación Anacleto (Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 46: 24R.
- Filippi, L.S. y Garrido, A.C. 2008. *Pitekunsaurus macayai* gen. et sp. nov., nuevo titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 45: 575-590.
- Flechner, R. 2009. [Morphofunctional Evolution of the Pelvic Girdle and Hindlimb of Dinosauromorpha on the Lineage to Sauropoda, Tesis Doctoral, Ludwig-Maximilians Universität München, 197pp., Inédita].

- Foote, J.S. 1916. A contribution to the comparative histology of the femur. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 35: 1-242.
- Fossa Mancini, E., Feruglio, E. y Yussen de Campana, J.C. 1938. Una reunión de geólogos de YPF y el problema de la terminología estratigráfica. *Boletín de Informaciones Petroleras* 15: 1-67.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L., y de Ricqlés, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: Carter J.G. (ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends, Vol. 1*, Van Nostrand Reinhold, New York, pp. 471-530.
- Franco-Rosas, A.C., Salgado, L., Rosas, C. y Souza Carvalho, I. 2004. Nuevos materiales (Saurópoda) en el Cretácico Superior de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontología* 7: 329-336.
- Gallina, P.A. 2009. Sequence of neurocentral closure in *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda: Titanosauria). *Ameghiniana* 46: 27R-28R.
- Gallina, P.A. *en prensa*. Notes on the axial skeleton of *Bonitasaura salgadoi* (Titanosauria-Sauropoda): implications for titanosaur vertebral anatomy. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*.
- Gallina, P.A. y Apesteguía, S. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic position of the titanosaurian sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Paleontologica Polonica* 56: 45-60.
- Gallina, P.A. y Otero, A. 2009. Anterior caudal transverse processes in sauropod dinosaurs: morphological, phylogenetic and functional aspects. *Ameghiniana* 46: 165-176.
- García, R.A. 2007. Consideraciones sobre la fenestra preantorbital en embriones de dinosaurios saurópodos del Cretácico de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 467-471.
- García, R.A. 2008. [*Estudios sobre embriones de dinosaurios titanosaurios de Patagonia: aspectos filogenéticos y evolutivos implicados*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, 329 pp., Inédita].



- García, R.A. y Cerda, I.A. 2010. Dentición de los titanosaurios del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina: aspectos morfológicos, reemplazo e inserción. *Ameghiniana* 47: 45-60.
- García, R.A., Salgado, L., Coria, R.A. y Chiappe, L.M. *en prensa*. Osteología embrionaria de saurópodos titanosaurios: aspectos ontogenéticos y evolutivos. *Ameghiniana*.
- Gatesy, S.M. 1990. Caudofemoral Musculature and the Evolution of Theropod Locomotion. *Paleobiology* 16: 170-186.
- Gatesy, S.M. 1995. Functional evolution of the hindlimb and tail from basal theropods to birds. En: Thomason, J. (ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*, Cambridge University Press, pp. 219-234.
- Gauthier, J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En: Padian, K. (ed.), *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*, Memoirs of the California Academy of Sciences 8: 1-55.
- Gilmore, C.W. 1922. A new sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 72: 1-9.
- Goloboff, P., Farris, S. y Nixon, K. 2000. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) version 1.0. Publicado por los autores, Tucumán, Argentina.
- Gomani, E.M. 2005. Sauropod dinosaurs from the early Cretaceous of Malawi, Africa. *Palaeontologia Electronica* 8:27A: 37p.
- González Riga, B.J. 1998. Nuevo hallazgo de Titanosauridae (Dinosauria, Saurischia) en el Cretácico Superior de la Provincia de Mendoza, Argentina. Observaciones estratigráficas y tafonómicas. *Ameghiniana* 36: 102.
- Gonzalez Riga, B.J. 2002. [*Estratigrafía y Dinosaurios del Cretácico Tardío en el extremo sur de la provincia de Mendoza, Argentina*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, 280 pp., Inédita].
- González Riga, B.J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza province, Argentina. *Ameghiniana* 40: 155-172.

- González Riga, B.J. 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda: Titanosauridae) del Cretácico Tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 42: 535-538.
- González Riga, B.J. y Pirrone, C.A. 2005. Hallazgo de nuevos sitios con dinosaurios en la Sierra de Palauco y Cañadón Amarillo, Provincia de Mendoza (Argentina): Aspectos tafonómicos y paleoambientales. *Ameghiniana* 42: 71.
- González Riga, B.J. y Astini, R. 2007. Fossil preservation of large titanosaur sauropods in overbank fluvial facies: a case study in the Cretaceous of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 23: 290-303.
- González Riga, B.J., Calvo, J.O. y Porfiri, J.D. 2008. An articulated titanosaur from Patagonia (Argentina): new evidence of neosauropod pedal evolution. *Palaeoworld* 17: 33-40.
- González Riga, B.J., Previtera, E. y Pirrone, C.A. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 135-148.
- Gregory, W.K. y Camp, C.L. 1918. Studies in comparative myology and osteology. Nro. III. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 38: 447-563.
- Gross, W. 1934. Die typen den mikroskopischen Knochembaues bei fosilen Stegocephalen und Reptilien. *Zeitschrift für Anatomie* 103: 731-764.
- Hanna, R.R. 2002. Multiple Injury and Infection in a Sub-Adult Theropod Dinosaur *Allosaurus fragilis* with Comparisons to Allosaur Pathology in the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry Collection. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 76-90.
- Hatcher, J.B. 1901. *Diplodocus* Marsh: Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum of Natural History* 1: 1-63.
- Heckert, A.B., Lucas, S.G., Zeigler, K.E., Peterson, R.E., Peterson R.E. y D'Andrea, N. V. 2000. Stratigraphy, thaphonomy, and new discoveries from the Upper Jurassic (Morrison Formation: Brushy Basin Member) Peterson Quarry, central New Mexico. En: Lucas, S.G. y A.B. Heckert (eds.), *Dinosaurs of New*

- Mexico*, New Mexico Museum, Natural History and Science Bulletin 17: 51-59.
- Holland, W.J. 1906. The osteology of *Diplodocus* Marsh, with special reference to the restoration of the skeleton of *Diplodocus*. *Memoirs of the Carnegie Museum of Natural History* 2: 225-276.
- Holland, W.J. 1924. The skull of *Diplodocus*. *Memoirs of the Carnegie Museum of Natural History* 9: 279-403.
- Holz, M. y Simões, M.G. 2002. *Elementos Fundamentais de Tafonomia*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS, 231 pp.
- Horner, J.R., Ricqlès, A.J. de. y Padian, K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maisaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 115-129.
- Hubert, J.F., Panish, P.T., Chure, D.J. y Probst, K.S. 1996. Chemistry, microstructure, petrology, and diagenetic model of Jurassic dinosaur bones, Dinosaur National Monument, Utah. *Journal of Sedimentary Research* 66: 531-547.
- Huene, F. von. 1929. Los Saurísquios y Ornitísquios del Cretácico Argentino. *Anales Museo de La Plata, 2ª serie* 3: 1-196.
- Hugo, C. y Leanza H.A. 2001a. Hoja Geológica 3969-IV, General Roca, provincias de Neuquén y Río Negro. *Instituto Geológico de Recursos Naturales SEGEMAR, Boletín* 308, pp. 1-71.
- Hugo, C. y Leanza H.A. 2001b. Hoja Geológica 3966-III, Villa Regina, provincia de Río Negro. *Instituto Geológico de Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín* 309, pp. 1-53.
- Hutchinson, J.R. 2001a. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of The Linnean Society* 131: 123-168.
- Hutchinson, J.R. 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of The Linnean Society* 131: 169-197.

- Hutchinson, J.R. 2002. The evolution of hindlimb tendons and muscles on the line to crown-group birds. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 133: 1051-1086.
- Hutchinson, J.R. y Gatesy, S.M. 2000. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology* 26: 734-751.
- Ikejiri, T. 2003. Sequence of closure of neurocentral sutures in *camarasaurus* (Sauropoda) and implications for phylogeny in Reptilia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 65A.
- Ikejiri, T., Tidwell, V. y Trexler, D.L. 2005. New adult specimens of *Camarasaurus lentus* highlight ontogenetic variation within the species. En: Tidwell, V. y Carpenter, K. (eds.), *Thunder-lizards: the Sauropodomorph dinosaurs*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 154-179.
- Irmis, R.B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 350-361.
- Jacobs, L., Winkler, D.A., Downs, W.R. y Goman, E.M. 1993. New material of an Early Cretaceous titanosaurid sauropod dinosaur from Malawi. *Palaeontology* 36: 523-534.
- Janensch, W. 1929. Material und Formengehalt der Sauropoden in der Ausbeute der Tendaguru-Expedition. *Palaeontographica* (Suppl. 7) 2: 1-34.
- Janensch, W. 1936. Die Schadel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica* (Suppl. 7) 2: 147-298.
- Janensch, W. 1950. Die Dirbelsäul von *Brachiosaurus brancai*. *Palaeontographica* 7: 27-93.
- Jain, S.L. y Bandyopadhyay, S. 1997. New titanosaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous of Central India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 114-136.
- Jasinoski, S.C., Russell, A.P. y Currie, P.J.. 2006. An integrative and phylogenetic and extrapolatory approach to the reconstruction of dromeosaur (Theropoda:

- Eumaniraptora) shoulder musculature. *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 301-344.
- Kellner, A.W.A. y Azevedo, S.A.K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *Proceedings of the Second Gondwana Symposium* 15: 111-142.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A. y Trotta, M.N.F. 2005. Description of a titanosaurid caudal series from The Bauru Group, The Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional* 63: 529-564.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A., Azevedo, S.A.K., Trotta, M.N.F., Henriques, D.D.R., Craik, M.M.T. y Silva, H.P. 2006. On a new titanosaur sauropod from the Bauru group, Late Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, n.s.* 74: 1-31.
- Klein, N. y Sander, P.M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 34: 248-264.
- Klein, N., Sander, P.M. y Suteethorn, V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. *Geological Society of London, Special Publications* 315: 217-228.
- Kolodny, Y., Luz, B., Sander, P.M. y Clemens, W.A. 1996. Dinosaur bones: fossils or pseudomorphs? The pitfalls of physiology reconstruction from apatitic fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 126: 161-171.
- Kurzanov, S.M. y Bannikov, A.F. 1983. A new sauropod from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Paleontologicheskyy Zhurnal* 83: 91-97.
- Lawrence, P.A. 2007. The mismeasurement of Science. *Current Biology* 17: 583-585.
- Leanza, H. A. 1999. The Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from southern Neuquén Basin, Argentina. Field Guide. *Instituto Superior de Correlación Geológica, INSUGEO, Serie Miscelánea* 4: 1-30.
- Leanza, H.A., Apesteguía, S., Novas, F.E. y de la Fuente M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25: 61-87.

- Lecuona, A. 2007. [*Osteología y musculatura del miembro posterior de Gracilisuchus stipanicorum* Romer, 1972 (*Amniota: Crurotarsi*). Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, 181 pp., Inédita].
- Lehman, T.M. y Coulson, A.B. 2002. A juvenile specimen of the sauropod dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Paleontology* 76: 156-172.
- Lehman, T. y Woodward, H. 2008. Modeling growth rates for sauropod dinosaurs. *Paleobiology* 34: 264–281.
- Lydekker, R. 1893. Contributions to the study of the fossil vertebrates of Argentina. I, The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología* 2: 1-14.
- Makovicky, P.J., Apesteguía, S. y Agnolín, F.L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437: 1007-1011.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R. 2009. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.71. <http://mesquiteproject.org>
- Madsen, J.H. Jr., McIntosh, J.S. y Berman, D.S. 1995. Skull and atlas-axis complex of the Upper Jurassic sauropod *Camarasaurus* Cope (Reptilia: Saurischia). *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 31:1-115.
- Marsh, O. C. 1877. Notice of a new gigantic dinosaur. *American Journal of Science, Serie 3* 14: 87-88.
- Marsh, O.C. 1878. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. *American Journal of Science, Serie 3* 16: 411-416.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous Vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales n.s.* 6: 257-305.
- Martinez, R. D., Gimenez, O., Rodriguez, J., Luna, M. y Lamanna, .M.C. 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal

- Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 107-120.
- McGowan, C. 1979. The hind limb musculature of the Brown Kiwi, *Apteryx australis* Mantelli. *Journal of Morphology* 160: 33-74.
- McGowan, C. 1986. The wing musculature of the Weka (*Gallirallus australis*), a flightless rail endemic to New Zealand. *Journal of Zoology* 210: 305-346.
- McIntosh, J.S. 1990. Sauropoda. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, pp. 345-401.
- McWhinney, L., Carpenter, K. y Rothschild, B. 2001. Dinosaurian Humeral periostitis: a case of juxtacortical lesion in the fossil record. En: Tanke, D.H. y Carpenter, K. (eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*, Indiana University Press, pp. 364-377.
- Medeiro, M.A. 2002. Ocorrência de um saltassaurino (Dinosauria, Titanosauridae) no Cenomaniano do nordeste do Brasil. *Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil / 2º Simposio sobre el Cretácico de América del Sur, Sao Pedro, Brasil*, pp. 99-102.
- Montel, G., Bonel, G., Heughebaert, J.C., Trombe, J. C. y Rey, C. 1981. New concepts in the composition, crystallization and growth of the mineral component of calcified tissues. *Journal of Crystal Growth* 53: 74-99.
- Morris, T.H., Richmond, D.R. y Grimshaw, S.D. 1996. Orientation of dinosaur bones in riverine environments: Insights into sedimentary dynamics and taphonomy. En: Morales, M. (ed.), *The Continental Jurassic*, Museum of Northern Arizona, Flagstaff, pp. 521-530.
- Myers, T.S. y Storrs, G.W. 2007. Taphonomy of the Mother's Day Quarry, upper Jurassic Morrison Formation, south-central Montana, USA. *Palaios* 22: 651-666.
- Nopcsa, F. y Heidsiek, E. 1933. On the histology of the ribs in immature and half grown trachodont dinosaurs. *Proceedings of the Zoological Society of London* 221-227.

- Novas, F. E. 1997. South American dinosaurs. En: Currie, P. y Padian, K. (eds.), *Encyclopaedia of Dinosaurs*, Academic Press, pp. 678-689.
- Novas, F.E., Salgado, L., Calvo, J.O y Agnolin, F.L. 2005. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 7: 37-42.
- Nowiński, A. 1971. *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen. n. sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologica Polonica* 25: 57-81.
- Osborn, H.F. 1898. A skeleton of *Diplodocus*. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 191-214.
- Osborn, H.F. y Mook, C.C. 1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other sauropods of Cope. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 3: 247-387.
- Otero, A. 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 399-426.
- Otero, A. y Vizcaíno, S.F. 2008. Hindlimb musculature and function of *Neuquensaurus australis* Lydekker (Sauropoda: Titanosauria). *Ameghiniana* 45: 333-348.
- Paulina-Carabajal, A. y Salgado, L. 2007. Un basicráneo de titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios. *Ameghiniana* 44: 109-120.
- Pérez, L.M., Gallina, P.A., Otero, A. y Apesteguía, S. 2006. Análisis tafonómico de *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía (Sauropoda, Titanosauria) del Cretácico Superior de Río Negro, Argentina. *IV Congreso Latinoamericano de Sedimentología y XI Reunión Argentina de Sedimentología*, Resúmenes, p. 176.
- Pérez, L.M., Otero, A., Apesteguía, S. y Gallina, P.A. 2009. Estratigrafía y análisis tafonómico de *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, en el sitio "La Bonita" (Cretácico superior, Río Negro, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 11: 39-48.



- Perle, A. 1985. Comparative myology of the pelvic-femoral region in the bipedal dinosaur. *Paleontological Journal* 1985: 105-109.
- Powell, J.E. 1979. Sobre una asociación de dinosaurios y otras evidencias de vertebrados del Cretácico superior de la región de la candelaria, prov. de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 16: 191-204.
- Powell, J.E. 1986. [Revisión de los Titanosáuridos de América del Sur. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, 493pp., Inédita].
- Powell, J.E. 1987. Morfología del esqueleto axial de los dinosaurios titanosauridos (Saurischia, Sauropoda) del Estado de Minas Gerais, Brasil. *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia*, pp. 155-171.
- Powell, J.E., 1990. *Epachthosaurus sciuttoi* gen. et sp. nov., un dinosaurio sauropodo del Cretácico de Patagonia (provincia de Chubut, Argentina). V *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas*, pp. 123-128.
- Powell, J.E., 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda, Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste argentino. En: Sanz, J.L. y Buscalioni, A.D. (eds.) *Los dinosaurios y su entorno biótico*, Actas del Segundo Curso de Paleontología en Cuenca, Ayuntamiento de Cuenca: Instituto "Juan de Valdes". pp. 165-230.
- Powell, J.E. 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum, Launceston*, 173pp.
- Rambaut, A. 2009. FigTree (Tree Figure Drawing Tool) version 1.2.3. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk/>
- Reese, A.M. 1915. *The Alligator and Its Allies*. G. P. Putnam's Sons, New York, 358 pp.
- Reid, R.E.H. 1981. Lamellar-zonal bone with zones and annuli in the pelvis of a sauropod dinosaur. *Nature* 292: 49-51.
- Reid, R.E.H. 1987. Bone and dinosaurian "endothermy". *Modern Geology* 11: 133-154.
- Reid, R.E.H. 1990. Zonal "growth rings" in dinosaurs. *Modern Geology* 15: 19-48.

- Reid, R.E.H. 1996. Bone Histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general. Part I: Introduction to Bone Tissues. *Brigham Young University Geological Studies* 41: 25-71.
- Reid, R.E.H. 1997. How dinosaurs grew. En: Farlow, J.O. y Brett-Surman, M.K. (eds.), *The Complete Dinosaur*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 403-413.
- Remes, K. 2008. [*Evolution of the pectoral girdle and forelimb in Sauropodomorpha (Dinosauria, Saurischia): Osteology, myology and function*. Tesis Doctoral, Ludwigs-Maximilians Universität München, 352 pp., Inédita].
- Ricqlès, A.J. de. 1974. Evolution of endothermy: Histological evidence. *Evolutionary Theory* 1: 51-80.
- Ricqlès, A.J. de. 1975. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes, VII, sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes, Première partie: Structures. *Annales de Paléontologie (Vertébres)* 61: 49-129.
- Ricqlès, A.J. de. 1976. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. En: Bellairs, d'A. y Cox, C.B. (eds.), *Morphology and Biology of Reptiles*, Academic Press, London, pp. 123-149.
- Ricqlès, A.J. de. 1980. Tissue structures of dinosaur bone: functional significance and possible relation to dinosaur physiology. En: Thomas, R.D. y Olson, E.C. (eds.), *A Cold Look at the Warmblooded Dinosaurs*, AAAS Selected Symposium, Westview Press Boulder, Colorado, 28: 103-139.
- Ricqlès, A.J. de. 1983. Cyclical growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. *Acta Palaeontologica Polonica* 28: 225-232.
- Riggs, E.S. 1903. Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs. Part 1: *Apatosaurus* Marsh. *Field Columbian Museum, Geological Series* 2: 165-196.

- Riggs, E.S. 1904. Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs. Part II: The Brachiosauridae. *Field Columbian Museum, Geological Series* 2: 229-248.
- Rogers, R.R. 1990. Taphonomy of three dinosaur bone beds in the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of northwestern Montana: Evidence for drought-related mortality. *Palaio* 5: 394-413.
- Romer, A.S. 1923a. Crocodilian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 533-551.
- Romer, A.S. 1923b. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 58: 605-617.
- Romer, A.S. 1927. The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. *Acta Zoolica* 8: 225-275.
- Romer, A.S. 1942. The development of tetrapod limb musculature. The thigh of Lacerta. *Journal of Morphology* 71: 251-298.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 772 pp.
- Ross, M.H., Romrell, J.J. y Kaye, G.I. 1995. *Histología*. Panamericana, 817 pp.
- Rowe, T. 1986. Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other Reptilia. *Journal of Morphology* 189: 327-346.
- Salgado, L. 1993. Comments on *Chubutisaurus insignis* del Corro (Saurischia, Sauropoda). *Ameghiniana* 30: 265-270.
- Salgado, L. 1996. *Pellegrinisaurus powelli* nov. gen. et sp. (Sauropoda, Titanosauridae) from the Upper Cretaceous of Lago Pellegrini, northwestern Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 33: 355-365.
- Salgado, L. 2000. [*Evolución y Paleobiología de los saurópodos Titanosauridae*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 300pp. Inédita].
- Salgado, L., 2001. Los saurópodos de Patagonia: Sistemática, Evolución y Paleobiogeografía. En: Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas,

- C.A.S. (ed.), *Actas de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, Salas de los Infantes, Burgos, España, pp. 139-168.
- Salgado, L. 2003a. Should we abandon the name Titanosauridae? Some comments on the taxonomy of titanosaurian sauropods (Dinosauria). *Revista Española de Paleontología* 18: 15-21.
- Salgado, L. 2003b. Considerations on the bony plates assigned to titanosaurs (Dinosauria, Sauropoda). *Ameghiniana* 40: 441-456.
- Salgado, L., y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltasaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la Provincia de Rio Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 37: 259-264.
- Salgado, L. y Calvo, J.O. 1993. Report on sauropod with amphiplatyan mid-caudal vertebrae from the Late Cretaceous of Neuquen province (Argentina). *Ameghiniana* 30: 215-218.
- Salgado, L. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods II: the cranial evidence. *Ameghiniana* 34: 33-47.
- Salgado L. y Carvalho, I.S. 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marilia Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaeontology* 51: 881-901.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 1993. El género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formacion Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de la Provincia de Rio Negro, Argentina. *Ameghiniana* 30: 119-128.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 2005. Sauropods of Patagonia: systematic update and notes on global sauropod evolution. En: Tidwell, V. y Carpenter, K. (eds.), *Thunderlizards: the Sauropodomorph dinosaurs*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 430-453.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 2009. *Barrosasaurus casamiquelai* gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Anacleto Formation (Late Cretaceous: early Campanian) of Sierra Barrosa (Neuquén, Argentina). *Zootaxa* 2222: 1-16.

- Salgado, L. y García, R. 2002. Variación morfológica en la secuencia de vértebras caudales de algunos saurópodos titanosaurios. *Revista Española de Paleontología* 17: 211-216.
- Salgado, L. y Powell, J.E. *en prensa*. Reassessment of the vertebral laminae in some South American titanosaurian sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- Salgado, L., Apesteguía, S. y Heredia, S.E. 2005a. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 623-634.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2005b. Osteology of the sauropod embryos from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 79-92.
- Salgado, L., García, R.A. y Daza, J.D. 2006. Consideraciones sobre las láminas neurales de los dinosaurios saurópodos y su significado morfofuncional. *Revista del Museo Argentina de Ciencias Naturales, n.s.* 8: 69-79.
- Sander, P.M. 2000. Long bone histology of the Tendaguru sauropods: Implications for growth and biology. *Paleobiology* 26: 466-488.
- Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T. y Knötschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature* 441: 739-741.
- Sanz, J.L., Powell, J.E., Le Loeuff, J., Martínez, R. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (Northcentral Spain), titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14: 235-255.
- Seeley, H.G. 1888. On the classification of the fossil animals commonly called Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society London* 43: 165-171.

- Seitz, A.L. 1907. Vergleichende Studie über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und Rezenter Reptilien, und dessen Bedeutung für das Wachstum und Umbildung des Knochengewebes in allegemeinen. *Abhandlungen der kaiserlichen Leopold-Carolignischen deutschen Akedemie der Naturforscher, Nova Acta* 87: 230-370.
- Selvig, K.A. 1970. Periodic lattice images of hydroxyapatite crystals in human bone and dental hard tissues. *Calcified Tissue Research* 6: 227-238.
- Sereno, P.C. and Wilson, J.A. 2005. Structure and evolution of a sauropod tooth battery. En: Curry Rogers, K.A. y Wilson, J.A. (eds.), *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*, University of California Press, Berkeley, pp. 157-177.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, G.P. y Wilson, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286: 1342-1347.
- Sereno, P.C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga A., Ide, O. y Rowe, T.A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *PLoS ONE* 2: e1230 (1-9).
- Starck, J.M. 1993. Evolution of avian ontogenies. *Current Ornithology* 10: 275-366.
- Starck, J.M. 1998. Structural variants and invariants in avian embryonic and postnatal development. En: Starck, J.M. y Ricklefs, R.E. (eds.), *Avian Growth and Development: Evolution Within the Altricial-Precocial Spectrum*, Oxford University Press, pp. 59-88.
- Stein, K., Csiki, Z., Curry Rogers, K., Weishampel, D.V., Redelstorff, R., Carballido, J.L. y Sander, P.M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of National Asociation of Sciences* [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1000781107](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1000781107)
- Swinton, W.E. 1947. New discoveries of *Titanosaurus indicus* Lyd. *Annals and Magazine of Natural History (II)* 14: 112-123.

- Tarsitano, S.F. 1981. [*Pelvic and hindlimb musculature of archosaurian reptiles*, Tesis Doctoral, City University of New York, 191 pp., Inédita].
- Taylor, M.P. 2009. A re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 787-806.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 349: 365-390.
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 124: 43-103.
- Upchurch, P. 1999. The phylogenetic relationships of the Nemegtosauridae (Saurischia, Sauropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 106-125.
- Upchurch, P., Barret, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: Weishampel, D.B., Dodson, P. y Osmólska, H. (eds.), *The Dinosauria, Second Edition*, University of California Press, Berkeley, pp. 259–322.
- Upchurch, P., Hunn, C.A., y Norman, D.B. 2002. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London* 269: 613-621.
- Vanden Berge, J.C. 1982. Miología de las aves. En: Sisson, S. y Grossman, J.D. (eds.), *Anatomía de los animales domésticos, Vol. 2*, Salvat, pp. 1973-2025.
- Vanden Berge, J.C. y Zweers, G.A. 1993. Myologia. En: Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E. y Vanden Berge, J.C. (eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium, Second Edition*, Cambridge, Massachusetts, *Publications of the Nuttall Ornithological Club* 23: 189-250.
- Vera Torres, J.A. 1994. *Estratigrafía. Principios y métodos*. Editorial Rueda, Madrid, 806 pp.
- Villar Suárez, V. y López Martín, F. 2004. *Protocolos de anatomía veterinaria: osteología, disección, anatomía radiográfica, esplanología*. Biblioteca Biomédica Universitaria, Grupo Bellisco, Madrid, 420 pp.

- Voorhies, M. R. 1969. Taphonomy and Population Dynamics of Early Pliocene Vertebrate Fauna, Krox Country, Nebraska. *Contributions to Geology, Special Paper* 1: 1-69.
- Warnock, M.L. y Churg, A.M. 1980. Asbestos bodies. *Chest* 77: 129-130.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L. y Sanders, R.K. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica* 45: 343-388.
- Wichmann, R. 1916. Las capas con Dinosaurios en la costa sur del Río Regro frente a General Roca. *Physis* 2: 258-262.
- Wilhite, R. 2003. [*Biomechanical reconstruction of the appendicular skeleton in three North American Jurassic Sauropods*. Tesis de Doctorado, Louisiana State University, Baton Rouge, 185 pp., Inédita].
- Wilhite, D.R. 2005. Variation in the appendicular skeleton of North American sauropod dinosaurs: taxonomic implications. En: Tidwell, V. y Carpenter, K. (eds.), *Thunder-lizards: the Sauropodomorph dinosaurs*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 268-301.
- Wilson, J.A. 1997. A reevaluation of Mongolian sauropods: implications for sauropod biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 85A-86A.
- Wilson, J.A. 1999a. [*Evolution and phylogeny of sauropod dinosaurs*. Tesis de Doctorado, University of Chicago, 384 pp., Inédita].
- Wilson, J.A. 1999b. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 639-653.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217-276.
- Wilson, J.A. 2005. Redescription of the Mongolian sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowiński (Dinosauria: Saurischia) and comments on Late Cretaceous sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology* 3: 283-318.



- Wilson, J.A. y Carrano, M.T. 1999. Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252-267.
- Wilson, J.A. y Mohabey, D.M. 2006. A titanosauriform axis from the Lameta Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of central India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 471-479.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5: 1-68.
- Wilson, J.A. y Upchurch, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria-Sauropoda), the first dinosaur genus with a ‘Gondwanan’ distribution. *Journal of Systematic Palaeontology* 1: 125-160.
- Witmer, L.M. 1995. The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: Thomason, J.J. (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 19-33.
- Witmer, L.M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: A study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 3: 1-73.
- Woodward, A.S. 1896. On two Mesozoic crocodilians *Notosuchus* nov. gen. and *Cynodontosuchus* nov. gen. from the red sandstones of the Territory of Neuquén (Argentina). *Anales del Museo de La Plata, Paleontología* 4: 1-20.
- Woodward, H.N. 2005. [*Bone histology of the sauropod dinosaur Alamosaurus sanjuanensis from the Javelina Formation, Big Bend National Park, Texas.* Tesis de Maestría, Texas Tech University, Lubbock, 235 pp., Inédita].
- Woodward, H.N y Lehman, T.M. 2009. Bone histology and microanatomy of *Alamosaurus sanjuanensis* (Sauropoda: Titanosauria) from the Maastrichtian of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 807-821.

Yu, C. 1993. [*The skull of Diplodocus and the phylogeny of the Diplodocidae*. Tesis de Doctorado, University of Chicago, 150 pp., Inédita].